

SÉRIE A, N° 3357

N° D'ORDRE :

4229

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

CÉCILE PLATEAUX née QUÉNU

1^{re} THÈSE. — UN NOUVEAU TYPE DE SOCIÉTÉ D'INSECTES : *Halictus marginatus* Brullé (*Hym.*, *Apoidea*).

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **10 MARS** 1960 devant la Commission d'examen.

MM. GRASSÉ..... Président.

NOIROT..... } Examineurs.
POSSOMPÈS..... }

Bergerard

LAVAL

IMPRIMERIE BARNÉOUD S. A.

1960

SÉRIE A, N° 3357

N° D'ORDRE :

4229

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

CÉCILE PLATEAUX née QUÉNU

1^{re} THÈSE. — UN NOUVEAU TYPE DE SOCIÉTÉ D'INSECTES : *Halictus marginatus* Brullé (*Hym.*, *Apoidea*).

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **10 MARS** 1960 devant la Commission d'examen.

MM. GRASSÉ.....	Président.
NOIROT.....	} Examinateurs.
POSSOMPÈS.....	
Bergerard	

LAVAL
IMPRIMERIE BARNÉOUD S. A.

1960



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	GRIVET	T	Radioélectricité.
FOCH	T	Mécanique physique et expérimentale.	PONCIN	T	Mécanique générale.
DE BROGLIE	T	Théories physiques.	DUBREIL	T	Arithmétique et Théorie des nombres.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.	QUELET	T	Chimie organique.
PÉRÈS	T	Mécanique des fluides et applications.	CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.
M. CURIE	T	Physique (S.P.C.N.).	CHAMPETIER	T	Chimie macromoléculaire.
BARRABÉ	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.	OUVILLIER	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.
J. BOURCART	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	JUNG	T	Pétrographie.
PLANTEFOL	T	Botanique.	TRILLAT	T	Microscopie et Diffraction électronique.
GRASSÉ	T	Évolution des êtres organisés.	WIEMANN	T	Chimie organique et structurale.
PRÉVOST	T	Chimie organique.	JACQUINOT	T	Spectroscopie et Physique céleste.
BOULIGAND	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	VASSY	T	Physique de l'atmosphère.
CHAUDRON	T	Chimie appliquée.	DESTOUCHES	T	Théories physiques.
WYART	T	Minéralogie.	M. PRUVOST	T	Géologie.
TEISSIER	T	Zoologie.	AMEL	T	Chimie générale (P.C.B.).
MANGENOT	T	Biologie végétale.	HOCART	T	Minéralogie.
P. AUGER	T	Physique quantique et Relativité.	J.-P. MATHIEU	T	Physique (P.C.B.).
MONNIER	T	Physiologie générale.	COUTEAUX	T	Biologie animale (P.C.B.).
PIVETEAU	T	Paléontologie.	MAY	T	Biologie animale (P.C.B.).
ROCARD	T	Physique (E.N.S.).	CHOQUET	T	Calcul diff. et intégral.
H. CARTAN	T	Mathématiques (E.N.S.).	FELDMANN	T	Biologie (P.C.B.).
LAFFITTE	T	Chimie générale.	GUINIER	T	Physique des solides.
FAYARD	T	Géométrie supérieure.	JOST	T	Physiol. comparée.
COULOMB	T	Physique du Globe.	FORTET	T	Calcul des probabilités.
M ^{lle} COUSIN	T	Biol. animale (S.P.C.N.).	SCHWARTZ	T	Calcul différentiel et intégral.
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.	CHOUARD	T	Physiologie végétale.
P. DRACH	T	Zoologie.	MALAVARD	T	Aviation.
KASTLER	T	Physique (E.N.S.).	BRELOT	T	Calcul différentiel.
EPHROSSI	T	Génétique.	NORMANT	T	Chimie organique.
WURMSER	T	Biol. physico-chimique.	BÉNAUD	T	Chimie minérale.
RIVIÈRE	T	Géologie (S.P.C.N.).	BUVAT	T	Botanique (E.N.S.).
GAUTHIERET	T	Biologie végétale (P.C.B.).	DUGUÉ	T	Statistiques mathématiques.
LUCAS	T	Recherches physiques.	GELOSO	T	Chimie (S.P.C.N.).
A. THOMAS	T	Biologie cellulaire.	SOULAIRAC	T	Psychophysiologie.
ARNULF	T	Optique appliquée.	ULRICH	T	Physiologie végétale.
M. MORAND	T	Enseignement de Physique.	MAIRÉCHAL	T	Optique théorique et appliquée.
SOLÉLLET	T	Physique.	KIRRMANN	T	Théories chimiques.
FORTIER	T	Mécanique expérimentale des fluides.	CHADEFAUD	T	Botanique.
DANJON	T	Astronomie.	DESTRAU	T	Physique (M.P.C.).
LAPORTE	T	Physique générale et Radioactivité.	M ^{lle} LE BRETON	T	Physiologie générale.
JANET	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	SALEM	T	Mathématiques générales.
PEYET	T	Biologie maritime.	LELONG	T	Mathématiques générales.
QUENY	T	Météorologie et Dynamique atmosphérique.	DEVILLERS	T	Anatomie et Histologie comparées.
GALLIEN	T	Embryologie.	EHRHESMANN	T	Topologie algébrique.
EICHORN	T	Biol. végétale (S.P.C.N.).	FRANÇON	T	Physique (S.P.C.N.).
DE CUENAC	T	Biol. végétale (S.P.C.N.).	GLANGEAUD	T	Géographie physique et Géologie dynamique.
M ^{lle} CAUCHOIS	T	Chimie physique.	GODEMENT	T	Mathématiques (M.P.C.).
THELLIER	T	Physique du Globe.	PIROT	T	Calcul des probabilités.
L'HÉRITIER	T	Génétique.	E. ROCH	T	Géologie.
			SCHATZMANN	T	Astrophysique.

TERMIER	T	Paléontologie stratigr.	BUSER	Biologie animale (P.C.B.)
ZAMANSKY	T	Mathém. générales.	CAMUS	Biologie végétale (P.C.B.)
LENNUIER		Physique (M.G.P.).	CASTAING	Physique générale.
RIZET		Génétique.	CURIEN	Minéralogie et Cristallog.
ROUTHIER		Géologie appliquée.	MOYSE	Physiologie végétale.
M ^{me} TONNELAT	T	Théories physiques.	NOIROT	Evolution des êtres or-
DIXMIER	T	Mathématiques (M.P.C.).		gan.
SOUCHAY	T	Chimie générale.	PANNETIER	Chimie (S.P.C.N.).
AIGRAIN	T	Electrotechnique.	POSSOMPES	Biologie animale (P.C.B.)
BRUSSET		Chimie minérale.	PULLMANN	Chimie théorique.
M. LEVY		Physique théorique.	TEILLAC	Physique nucléaire et
M ^{me} CHAIX		Chimie biologique.		Radioactivité.
M ^{me} HUREL-PY....		Biol. végétale (P.C.B.).	TONNELAT	Biol. physico-chimique.
PIAUX		Chimie (P.C.B.).	VILLE	Econométrie.
BRUN		Méc. expér. des fluides.	WILLEMART	Chimie (P.C.B.).
LEDERER	T	Chimie des substances	DODÉ	T Chimie.
		organiques naturelles.	FREYMANN	T Physique (S.P.C.N.).
M ^{me} DUBREIL	T	Mathématiques.	GUINOCHET	T Biologie végét. (Orsay).
M ^{me} LELONG	T	Mathématiques (E.N.S.).	ROLLET	T Chimie (P.C.B.).
BELLAIR	T	Géologie (S.P.C.N.).	M ^{me} JOSIEN	T Chimie (P.C.B.).
COTTE	T	Physique (M.P.C.).	CHEVALLEY	T Géométrie algébrique et
J. E. DUBOIS	T	Chimie (S.P.C.N.).		Théor. des groupes.
LAMOTTE		Zoologie (E.N.S.).	ARNOULT	T Physique (Orsay).
A. MICHEL	T	Chimie (S.P.C.N.).	CHAPELLE	T Physique (P.C.B.).
OLMER	T	Energétique générale.	DELANGE	T Mathématiques (Orsay).
ROUAULT	T	Physique générale.	DENY	T Mathématiques (Orsay).
GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.	GERMAIN	T Mécanique théorique des
BARCHEWITZ		Chimie physique.		fluides.
BROSSEL		Physique atomique.	G. LUCAS	T Géologie.

Secrétaire Général..... CH. MONIER.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

AVANT-PROPOS

M. le Professeur P. GRASSÉ fut pour nous un maître éclairé, attentif et confiant. Eclairé : il nous aiguilla sur un sujet de choix ; profondément conscient des problèmes biologiques posés par les sociétés d'Insectes, il savait l'importance du genre *Halictus*, pourtant si peu et mal connu des Français. Attentif : il suivit pas à pas la progression de nos recherches, nous prodiguant conseils et suggestions. Confiant : peu sujet aux idées préconçues, il accepta d'emblée des faits parfois imprévisibles ou déconcertants. Qu'il trouve ici l'expression de notre profonde reconnaissance.

MM. les Professeurs L. CHOPARD et E. SÉGUY nous ouvrirent largement la porte du Muséum National d'Histoire Naturelle. M. L. BERLAND mit à notre disposition, avec la plus grande complaisance, les précieuses collections d'Hyménoptères. En Mlle Simone KELNER, nous avons trouvé une compagne active et toujours obligeante. M. R. BENOIST fut le systématicien avisé, seul capable de résoudre le problème ardu de la détermination de nos Insectes. Qu'ils reçoivent nos sincères remerciements.

M. A. BALACHOWSKY accepta d'être notre parrain au C. N. R. S. Il fut remplacé, pendant une période d'absence, par M. le Professeur M. VACHON. Que tous deux soient remerciés pour l'intérêt qu'ils ont daigné porter à nos travaux.

M. le Professeur Ch. NOIROT eut l'obligeance de superviser ce travail, nous faisant profiter de sa compétence et de son jugement lucide. Qu'il en soit sincèrement remercié.

P. MAILLET et A. STEINER furent nos premiers compagnons de travail, à la Station Biologique des Eyzies. Nous les remercions vivement pour leur aide matérielle et leurs sages conseils qui contribuèrent, pour une large part, à la mise en route de nos recherches.

Nous n'aurions garde d'oublier nos collègues de la Station Biologique des Eyzies et du Laboratoire d'Evolution, ainsi que le personnel de ces deux établissements, qui, de manières fort diverses, mais toujours précieuses, prirent part à la réalisation de ce travail : depuis ceux qui trempèrent leur chemise en participant aux pénibles déterrages de nids jusqu'à ceux qui nous firent bénéficier de leur expérience technique et de leur maturité scientifique. La liste en serait trop longue. Que chacun soit assuré de notre gratitude.

UN NOUVEAU TYPE DE SOCIÉTÉ D'INSECTES : *HALICTUS MARGINATUS* BRULLÉ (HYM., APOIDEA)

PAR Cécile PLATEAUX-QUÉNU

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	327
I. — Généralités sur le genre <i>Halictus</i> (327).	
II. — Histoire de la découverte du caractère social du genre <i>Halictus</i> (328).	
III. — Classification des espèces du genre <i>Halictus</i> (333).	
IV. — Résumé de la biologie des espèces sociales françaises (334) : <i>A. Halictus malachurus</i> (334) ; B. Autres espèces sociales (336).	
CHAPITRE I. — <i>Halictus marginatus</i> Brullé : travaux antérieurs	337
CHAPITRE II. — La bourgade	340
I. — Biotope, climat, aspect des nids (340) : A. Biotope (340) ; B. Climat, ses conséquences écologiques (341) ; C. Aspect des nids (344).	
II. — Aspect extérieur de la bourgade au cours de l'année (346) : A. Creusement (346) ; B. Damage (347) ; C. Édification des cheminées (347) ; D. Sortie des femelles (348) ; E. Alimentation (349) ; F. Approvisionnement (349) ; G. Fermeture des nids (350) ; H. Sortie des mâles (351) ; I. Hivernage (351).	
CHAPITRE III. — Cycle complet de l'espèce	353
I. — La fondation du nid. Nid de première année (354) : A. Repos hivernal des fondatri- ces (354) ; B. Ouverture des nids (354) ; C. Sortie des fondatrices (354) ; D. Leur ali- mentation (354) ; E. Retour à la bourgade (355) ; F. Emplacement de la fondation (356) ; G. Croissance de la bourgade : conséquence de la fondation (357) ; H. Capture, agressivité (357) ; I. Structure du nid (357) ; J. Approvisionnement (358) ; K. Fer- meture du nid (358) ; L. Ponte (359) ; M. Développement du couvain (360) ; N. Éclo- sion imaginale (362) ; Conclusion (362).	
II. — Nid de deuxième année (365).	
III. — Nid de troisième année (368).	
IV. — Nid de quatrième année (369).	
V. — Nid de dernière année (369).	
CHAPITRE IV. — Quelques problèmes relatifs aux nids de dernière année	373
I. — La production des mâles et des femelles dans les nids vieux (379).	
II. — La prédominance des mâles (381).	
III. — La protérandrie (381).	
IV. — La fécondation (382).	
V. — Remarques concernant les mâles (386) : A. Leur ressemblance avec les femelles (386) ; B. Leur odeur (387).	

	Pages
CHAPITRE V. — Quelques traits particuliers de la biologie et de la physiologie de la reine	388
I. — La vie souterraine de la reine à partir de sa deuxième année (388).	
II. — L'alimentation de la reine pendant sa période de vie souterraine (389).	
III. — Le cycle ovarien de la reine (389) : A. Première année (390) ; B. Deuxième année (390) ; C. Années suivantes (392).	
IV. — La longévité de la reine (393).	
V. — La fécondation de la reine (394).	
CHAPITRE VI. — Sur l'existence de castes chez <i>Halictus marginatus</i>	395
I. — Comparaison entre reines et ouvrières (396) : A. Étude morphologique comparée des reines et des ouvrières (396) ; B. Étude physiologique (399).	
II. — Problème des castes (404) : A. Comment il se pose chez <i>Halictus marginatus</i> (404) ; B. Conclusion (413).	
CHAPITRE VII. — Essai d'analyse des facteurs de mise en société.	417
I. — Degré de fermeture de la société (417).	
II. — Étude des liens sociaux existant entre les divers membres d'une société (418) : A. Le nid (418) ; B. La tolérance réciproque (419) ; C. La reine (419).	
III. — La société de <i>Halictus marginatus</i> est-elle une société supérieure (420) ?	
CONCLUSION	424
MÉTHODES ET TECHNIQUES.	430
RÉSUMÉ	435
SUMMARY	437
BIBLIOGRAPHIE	439

INTRODUCTION

I. — GÉNÉRALITÉS SUR LE GENRE *HALICTUS*

Ordre : Hyménoptère.

Sous-ordre : Apocrite.

Aculeata.

Super-famille *Apoidea*.

(Abeille inférieure).

Famille des *Halictidæ*.

Tribu des *Halictinæ*.

Genre *Halictus*.

Le genre *Halictus* a été décrit par LATREILLE en 1805. D'après HARDOUIN (1948), le nom de *Halictus* tirerait son origine du verbe grec *haliô* qui signifie rassembler; LATREILLE, en le créant, aurait fait allusion à l'habitude qu'ont ces Insectes de se réunir en un même lieu pour y établir leurs nids. Nombreux sont, en effet, les représentants du genre *Halictus* qui construisent leurs nids à proximité les uns des autres. Une telle réunion de nids sur un espace restreint constitue une bourgade (PICARD, 1933). Ces bourgades s'expliquent par le caractère favorable du terrain, l'installation de chaque Insecte en un point voisin du nid d'origine et l'existence d'une certaine tolérance entre individus.

Beaucoup d'Abeilles ou de Guêpes solitaires rapprochent ainsi leurs nids les uns des autres (*Anthophora*, *Osmia*, *Dasypoda*, *Panurgus*, *Colletes*, *Chalicodoma*, *Bembex*, *Cerceris*, etc.).

Le genre *Halictus* est cosmopolite. Il existe dans toutes les parties du monde où il est représenté par un nombre élevé d'espèces. Près de 150 se trouvent en France. Les Insectes qui constituent ces différentes espèces présentent un certain nombre de caractères communs. Ils creusent le plus souvent leur nid dans la terre, généralement dans la terre argileuse. Un nid comprend essentiellement un conduit qui s'enfonce plus ou moins verticalement dans le sol jusqu'à une profondeur variable et des cellules qui débouchent dans ce conduit. Les parois du conduit ne sont pas lisses; en revanche la surface interne des cellules est enduite d'un vernis fait d'argile malaxée avec les mandibules et finement polie avec la langue.

Le cycle biologique est annuel. Chaque nid est creusé au printemps par une

seule femelle, la fondatrice, qui a passé l'hiver au repos après avoir été fécondée par les mâles éclos en même temps qu'elle. Dans chaque cellule la fondatrice amasse du pollen qu'elle imprègne de salive et pétrit en une boule légèrement aplatie à son pôle supérieur : le pain d'Abeille. Sur chaque pain d'Abeille, la fondatrice dépose un œuf. Puis elle ferme avec un tampon de terre la cellule ainsi garnie. La jeune larve, issue de l'œuf, augmente de taille au fur et à mesure que diminue la ration de nourriture mise à sa disposition. La larve devient une nymphe, puis un imago qui, peu de temps après son éclosion, débouche l'entrée de la cellule dans laquelle il se trouvait enfermé et s'échappe dans le conduit.

La femelle donne naissance, pendant la belle saison, à un certain nombre de descendants mâles et femelles, puis meurt. Ses filles quittent le nid peu de temps après leur éclosion, sont fécondées au dehors par les mâles, puis passent l'hiver dans quelque abri. Chacune d'entre elles est à l'origine d'un nid nouveau. Les mâles ne vivent que peu de temps : ils disparaissent avant l'hiver.

Les diverses espèces du genre *Halictus*, si elles sont très voisines les unes des autres par leur aspect extérieur, et, de ce fait, difficiles à déterminer, différent, et parfois profondément, par leurs caractères éthologiques. Elles se distinguent, en particulier, par la date de leur apparition, la forme et l'importance de leurs nids, le nombre de leurs générations annuelles. Mais surtout, et c'est ce qui fait le grand intérêt du genre *Halictus*, si la majorité des espèces ont un comportement d'Abeilles solitaires, au même titre que les *Andrena*, certaines manifestent des tendances sociales tandis que d'autres vivent en société. On perçoit donc, à l'intérieur d'un même genre, une ascension de certaines espèces vers un mode de vie social. Des intermédiaires existent entre espèces solitaires et espèces sociales. Avant d'envisager un classement de ces diverses formes, basé sur leur degré de socialisation, nous essaierons de montrer comment, au cours des temps, les auteurs qui se sont adonnés à l'étude des *Halictus* ont peu à peu pressenti, puis perçu le caractère social propre à ce genre.

II. — HISTOIRE DE LA DÉCOUVERTE DU CARACTÈRE SOCIAL DU GENRE *HALICTUS*

Les premières observations datent de 1802. Elles précèdent la création du genre *Halictus*. C'est WALCKENAER qui, le premier, s'est intéressé aux mœurs de certaines petites Abeilles mineuses. En 1817, il les nommera *Halictus terebrator* (= *Halictus calceatus* Scop.). Ces Abeilles, nous dit-il, vivent dans des nids souterrains très rapprochés les uns des autres ; l'entrée de chaque nid est commune à plusieurs femelles.

Divers auteurs, après WALCKENAER, font des remarques analogues sur des espèces différentes : FABRICIUS (1804), à propos de *Hylæus quadricinctus* (= *Halictus quadricinctus* F.), parle de « société de 10 à 12 individus, formant

en commun, sous terre, des nids (1) rassemblés, réunis, ovales, durs, ne renfermant chacun qu'une larve, ces nids (1) construits avec du sable » ; LEPELETIER DE SAINT-FARGEAU (1841) nie l'existence de plusieurs femelles dans un même nid mais constate le rapprochement des terriers ; MARCHAL (1890) et FERTON (1898), étudiant le *Sphecodes* et le parasitisme, signalent la présence simultanée de plusieurs femelles dans un nid de *Halictus malachurus* K. ; dans un ouvrage intitulé *Les formes de transition entre les Abeilles solitaires et les Abeilles sociales*, AURIVILLIUS (1896) fait des remarques semblables sur *Halictus longulus* Smith : il trouve 10 à 12 femelles dans les galeries souterraines d'un même nid ; VERHOEFF (1891) et FAHRINGER (1910) voient plusieurs femelles de *Halictus sexcinctus* F. utiliser, au printemps, le même couloir de nid ; ALFKEN (1915) et FAHRINGER (1910) signalent un fait analogue chez *Halictus rubicundus* Christ.

Très vite, donc, les auteurs remarquent deux faits biologiques importants : le rapprochement des nids sur un espace restreint et la présence simultanée de plusieurs femelles dans un même nid. Mais ils n'ont pas cherché à connaître les rapports unissant entre elles les diverses occupantes d'un nid. Certains n'ont même pas précisé la date de leurs observations. Les femelles qui cohabitent ainsi forment-elles alors une association printanière de fondatrices, c'est-à-dire un nid polygyne ? S'agit-il au contraire de la cohabitation d'une mère avec ses filles après l'éclosion de ces dernières ? Tout ce que nous savons, c'est que, dans des circonstances imprécisées, un même nid peut abriter plusieurs femelles, encore que tous les auteurs ne soient pas d'accord sur ce point.

En 1892-1893, VERHOEFF fait remarquer, à juste titre, qu'il n'est pas rare de voir, chez divers genres d'Apides, plusieurs femelles vivre ensemble dans un même nid. Il cite *Halictus*, *Andrena*, *Anthophora*, *Chelostoma*, *Osmia*. Dans ce cas, nous dit-il, il s'agit d'une « mise en société occasionnelle » : les individus qui se trouvent réunis ne proviennent pas de la même mère ou, s'ils en proviennent, leur mère n'est pas la fondatrice de la communauté. A cette notion de « mise en société occasionnelle », l'auteur oppose celle de « mise en société héréditaire » qui est le fait de toute société vraie groupant des individus issus d'une même mère qui les a maintenus réunis et rendus familiers les uns avec les autres. Dans cette deuxième catégorie il fait entrer *Halictus quadristrigatus* = *quadricinctus* F.), une espèce qu'il a commencé à étudier en 1891 et sur laquelle il publiera, en 1897, un important travail. Il précise les conditions nécessaires à l'établissement d'une société :

- 1° un espace pouvant abriter une assez grande quantité d'individus ;
- 2° des cellules serrées les unes contre les autres ;
- 3° l'éclosion des premières jeunes Abeilles pendant que la mère est encore en train de s'occuper du couvain.

(1) Les « nids » de FABRICIUS sont, en réalité, des cellules. L'auteur décrit, en fait, un seul nid formé de plusieurs cellules, rassemblées, réunies, ovales, dures, etc.

Chez *Halictus quadricinctus*, il arrive que la mère survive jusqu'à l'éclosion de ses premiers descendants. « ... On trouve ici, nous dit VERHOEFF (1897), toutes les conditions favorables à l'établissement d'une société. S'il n'y en a pas encore, en fait, cela vient surtout de ce que la femelle mère n'a pas une fécondité assez grande et ne vit pas encore assez longtemps. »

En même temps qu'une évolution vers le social, VERHOEFF veut voir, chez *Halictus*, une évolution du nid. Il émet l'hypothèse d'une « apparition progressive de l'art de construire ». *Halictus quadristrigatus* serait passé, vraisemblablement, par les niveaux suivants :

1° Nid linéaire (Abeilles primitives).

Ex. : *Prosopis*.

2° Nid ramifié à cellules séparées.

Ex. : *Halictus maculatus*.

3° Nid ramifié, à cellules ramassées, sans voûte.

Ex. : *Halictus sexcinctus*.

4° Nid ramifié, à cellules ramassées, avec voûte.

Ex. : *Halictus quadristrigatus*.

Empressons-nous de dire que l'évolution du nid n'est, dans le genre *Halictus*, nullement parallèle à l'évolution de l'instinct social. C'est ainsi que *Halictus maculatus*, qui est évidemment primitive, si l'on considère la structure de son nid, est actuellement classée comme espèce sociale.

Il n'en reste pas moins vrai que VERHOEFF a eu le mérite d'insister sur l'origine familiale de la société et de pressentir l'importance, dans l'établissement de la vie sociale, de la survie de la fondatrice à l'éclosion de sa première génération. Lorsqu'il affirme que *Halictus quadricinctus*, qui n'est pas en fait une espèce sociale, se trouve exactement sur le seuil qui conduit à la vie en société, il a là une idée intéressante qui se trouvera partiellement confirmée par les découvertes ultérieures.

A côté des travaux de VERHOEFF, une autre série d'observations nous apportent de précieux renseignements sur l'établissement de la vie sociale dans le genre *Halictus*. Ce sont celles de FABRE (1879-1880, 1903). FABRE, pourtant, n'a aucunement pressenti le caractère social des *Halictus* : « ... il n'y a pas chez lui société dans le sens entomologique du mot : la famille n'y est pas commune et les soins de tous n'ont pas en vue l'intérêt de l'ensemble ». Or, fait remarquable, FABRE s'est précisément intéressé à trois espèces sociales : *Halictus zebra* = *scabiosae* Rossi, *Halictus malachurus* K. et *Halictus cylindricus* = *calceatus* Scop. Il a, le premier, mis en lumière un fait biologique d'une importance capitale : chez les trois espèces envisagées, la première génération est constituée presque exclusivement de femelles. FABRE en conclut que la deuxième génération, comprenant les deux sexes, est issue par voie parthénogénétique des femelles de la première génération demeurées vierges, faute de mâles. Il rejette de lui-même, en la taxant d'inadmissible, la véritable solution : la deuxième génération, comme la première, provient, chez l'*Halictus* zèbre, de la mère qui cumule alors les fonctions de gardienne et de pondreuse

(QUÉNU, 1957). FABRE l'aurait certainement découvert s'il avait disséqué cette vieille femelle. Alors les femelles d'été lui seraient apparues comme des auxiliaires, des ouvrières, et la vie en société des *Halictes* aurait été démontrée. Ainsi, bien qu'il n'ait pas même entrevu le caractère social du genre *Halictus*, FABRE doit incontestablement occuper une place, et une place d'honneur, dans la liste de ceux qui ont contribué à découvrir les mœurs sociales de ces Insectes.

Après FABRE, FAHRINGER (1910) n'obtient en juillet, des rayons d'argile de *Halictus calceatus*, que des femelles.

En 1903, VON BUTTEL-REEPEN émet l'opinion suivante : le comportement des *Halictus* nous donne de précieuses indications sur la formation et l'évolution des sociétés d'Abeilles. Dans son « arbre généalogique », il montre la montée progressive des Abeilles de la vie solitaire à la vie sociale. Il désigne comme « début de la colonie familiale » le cas où la vieille femelle, et les jeunes restées non fécondées, à ponte parthénogénétique, travaillent ensemble dans le vieux nid. Il s'appuie pour cela d'une part, sur l'observation de VERHOEFF (1897) : la vieille femelle de *quadricinctus* reste en vie jusqu'à l'éclosion imaginaire de son couvain, d'autre part sur les données de FABRE (1879-1880, 1903) : chez *scabiosæ* et chez *calceatus* il intervient une génération d'été purement femelle qui doit fournir par parthénogénèse le couvain sexué d'automne. Il admet que le développement ultérieur vers la formation de la société peut être acquis par deux voies différentes :

1° dans les nids en forme de rayon, les femelles de la génération d'été approvisionnent les cellules restées vides du fait de leur naissance, puis construisent de nouvelles cellules et pondent sans avoir été préalablement fécondées ;

2° il se serait développé, chez les ancêtres directs de nos Abeilles sociales, la particularité suivante : d'œufs non fécondés ne seraient issues que des femelles.

C'est là une vue erronée. VON BUTTEL-REEPEN suppose que la parthénogénèse arrhénotoque se serait développée chez les ascendants d'*Apis* et de *Bombus*, contrairement à ce qui se produit chez *Halictus*. Or la parthénogénèse arrhénotoque existe chez toutes les Abeilles et en particulier chez *Halictus*. VON BUTTEL-REEPEN prend soin de faire remarquer que s'il réunit en un même tableau les genres *Apis*, *Bombus* et *Halictus* pour étudier le développement de leurs instincts sociaux, ces trois genres se sont cependant développés indépendamment les uns des autres si bien que les espèces sociales des *Halictes* ne peuvent être considérées comme les ascendants directs des Bourdons, pas plus que ceux-ci comme les ascendants des Abeilles.

Le travail de VON BUTTEL-REEPEN présente un certain intérêt. Le stade de son arbre généalogique appelé « début de la colonie familiale » (cf. p. 332) caractérise assez bien certains de nos *Halictes*.

Jusqu'à présent, donc, le genre *Halictus* est considéré par les auteurs comme se tenant sur le seuil de la vie sociale. Mais, ce seuil, il ne l'a pas franchi. On imagine par quel moyen il pourrait le faire.

En 1913, REUTER, étudiant les conditions de la vie en société, insiste sur la

notion suivante : c'est la différenciation d'une espèce en diverses castes (Insectes sexués et ouvrières) qui est le signe essentiel d'une communauté vraiment sociale.

Arbre généalogique de VON BUTTEL REEPEN.



La vieille femelle et les jeunes femelles infécondées (femelles de secours) à ponte parthénogénétique travaillent ensemble dans le vieux nid. Début de la colonie familiale. (?)

La femelle voit éclore son couvain. Soins au nid, plus grand nombre de cellules, disposition des cellules en rayons.
(*Halictus quadricinctus*)

La femelle voit éclore son couvain. Soins au nid.
(*Halictus sexcinctus*)

Deux femelles ou plus utilisent ensemble un couloir de nid mais chacune ne s'occupe que de sa progéniture.
(*Panurgus, Halictus, Osmia, Eucera*, etc.)

La femelle meurt avant l'éclosion imaginale du couvain

- les femelles ou les femelles et les mâles hivernent ensemble.
(*Halictus, Ceratina, Xylocopa*, etc.)
- Les femelles — plusieurs, indépendamment les unes des autres — construisent des nids groupés en colonies. Apparition des premiers instincts sociaux.
(*Andrena, Anthophora, Chalicodoma, Osmia*, etc.)

La femelle construit un nid unique, isolé.
(*Prosopis, Osmia papaveris*, etc.)

En 1923, STÖCKHERT, après avoir travaillé 8 ans sur diverses espèces de *Halictus* et en particulier sur *malachurus*, découvre le véritable caractère social de cette dernière espèce et donne, en outre, sur la formation de la société dans le genre *Halictus*, des précisions tout à fait intéressantes. Pour la première fois, cet auteur établit que *Halictus longulus* Smith est la femelle d'été de *Halictus malachurus* K., véritable ouvrière de cette dernière, et que la fondatrice devient, après l'éclosion des premières femelles d'été, la reine du nid, restant en vie et continuant à pondre pendant toute la belle saison. « ... La biologie du genre *Halictus* ne figure pas seulement, comme on l'a admis jusqu'ici, une forme de passage du mode de vie solitaire au mode de vie social, mais quelques espèces, en particulier *malachurus*, *maculatus* et *immarginatus*, probablement aussi *scabiosæ* et *calceatus*, et d'autres encore, ont déjà

franchi le seuil de la vie sociale et doivent être considérées, au même titre que les Abeilles, les Bourdons et les Mélipones, comme des Abeilles « sociales ». »

Stöckhert ajoute que si les communautés formées par les *Halictus* sont encore de nature très primitive, elles présentent déjà, cependant, tous les signes essentiels d'une vraie société à savoir : la coexistence de la mère avec ses descendants, la vie en commun prolongée de la mère avec plusieurs jeunes femelles dans le nid maternel, en se supportant réciproquement et même en s'aidant, et surtout, la formation d'un « caste d'ouvrières » qui restent infécondées.

Reprenant ensuite les données de von Buttel-Reepen ayant trait à la formation des sociétés d'Hyménoptères, Stöckhert admet qu'il y avait aussi des mâles, à l'origine, dans la génération d'été des ascendants solitaires. Et la disparition progressive des mâles d'été est un signe d'association commençante. Les ancêtres solitaires de nos Abeilles sociales auraient eu une ou plusieurs générations d'été composées des deux sexes. Les femelles seraient restées dans le nid maternel à titre d'aides de la vieille femelle de printemps et se seraient mises à pondre sans accouplement préalable, jouant le rôle de petites « femelles de secours ». Puis elles auraient évolué en « ouvrières » typiques. Les mâles auraient disparu peu à peu, ou n'apparaîtraient parfois que plus tard dans l'année, en même temps que les femelles fécondables : celles qui, par suite de la saison avancée, ne s'occupent pas aussitôt après leur éclosion de soigner le couvain dans le nid maternel. En même temps la vieille mère Abeille se serait transformée peu à peu en « reine », vivant toujours plus longtemps et se restreignant de plus en plus à la véritable fonction de reproduction, la ponte, tandis que les fonctions épuisantes de la construction et du butinage devenaient la tâche des jeunes femelles.

Quelques années après Stöckhert, Noll (1931) publie un important travail sur *Halictus malachurus* qui confirme, en grande partie, les découvertes de Stöckhert. Toutefois Noll cherche à montrer que *longulus* est une espèce en soi, distincte de *malachurus*. Or *longulus* n'est autre que la forme d'été de *malachurus* comme l'ont fort bien montré Stöckhert, puis, plus tard, Bonelli (1948). Nous avons nous-même vérifié ce fait. Blüthgen (1932) pense que Noll a confondu *longulus* avec l'espèce *linearis* Schenck = *longuloides* qui lui ressemble beaucoup.

C'est donc Stöckhert qui a définitivement mis en lumière, défini et démontré le caractère social du genre *Halictus*. Aucune notion importante, se rapportant à la vie sociale de ces Insectes, n'a été ajoutée, par la suite, à son remarquable travail.

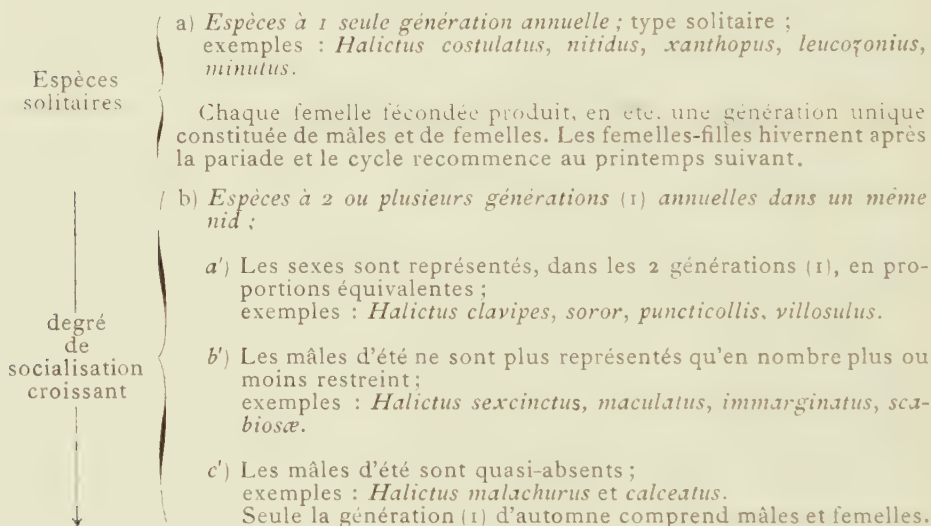
III. — CLASSIFICATION DES ESPÈCES DU GENRE *HALICTUS*

Il ressort des travaux précédemment cités que, chez les espèces à cycle annuel qui constituent le genre *Halictus*, un certain nombre de caractères sont indispensables à l'établissement de la vie sociale.

Ce sont :

- 1° la présence de deux générations (1) au minimum dans un même nid (2) ; le nid retenant la deuxième génération est un préalable nécessaire ;
- 2° la survie de la fondatrice à sa première génération et sa participation aux pontes ultérieures ;
- 3° la disparition progressive des mâles d'été ;
- 4° le travail en commun des femelles d'été dans leur nid d'éclosion.

Il devient alors possible d'envisager un classement des diverses espèces du genre *Halictus* basé sur leur degré de socialisation :



Remarque. — Dans a') et b') il n'est pas possible de distinguer actuellement les cas où la fondatrice :

- 1) survit ou non à sa première production de descendants,
- 2) participe ou non aux productions suivantes,
- 3) est la mère exclusive de toutes les femelles du nid.

IV. — RÉSUMÉ DE LA BIOLOGIE DES ESPÈCES SOCIALES FRANÇAISES

A) *Halictus malachurus*.

Les espèces vraiment sociales, celles qui appartiennent à la catégorie c' de la classification, dont les mâles d'été sont pratiquement absents, sont peu nombreuses. *Halictus malachurus* est la mieux connue. Elle a été étudiée par

(1) Le mot « génération » est pris ici dans un sens large, celui de « production de descendants ». Il n'implique pas qu'un individu de la deuxième génération soit issu forcément d'un individu de la première génération. Tous deux peuvent avoir été produits par une même mère mais au cours de deux pontes successives et nettement séparées l'une de l'autre par une période de latence.

(2) On ne connaît pas de cas où des femelles écloses en été fondent un nouveau nid.

divers auteurs qui ont donné de sa biologie des interprétations fort différentes.

Nous serons fréquemment amenée, au cours de l'exposé qui va suivre, à comparer les mœurs de l'espèce à laquelle nous nous sommes intéressée, *Halictus marginatus* Brullé, à celles de *Halictus malachurus*. C'est pourquoi nous donnerons ici un résumé de la biologie de cette dernière espèce. Nous exposerons les résultats obtenus par STÖCKHERT (1923), NOLL (1931) et BONELLI (1948-1949), puis, rapidement, dirons quelques mots des diverses interprétations, aujourd'hui complètement abandonnées, données par d'autres auteurs.

1^o Interprétation STÖCKHERT, NOLL, BONELLI.

De grosses femelles de *malachurus* passent l'hiver, soit dans leur terrier natal, soit dans des abris quelconques. Les avis sont, sur ce point, partagés. Au printemps, elles se dispersent et chacune fonde un nid pour son propre compte.

Chaque fondatrice, qui est fécondée, dépose ses œufs dans les cellules qu'elle a creusées et approvisionnées en pollen elle-même au printemps. De ces œufs éclosent des femelles, plus petites que leur mère qui *demeurent vierges*. Ces femelles restent avec leur mère dans le nid maternel. Elles assument la construction de nouvelles cellules et l'approvisionnement en pollen du nid. La fondatrice continue à pondre. Elle produit, à l'automne, des mâles et des femelles qui perpétuent l'espèce.

Pour STÖCKHERT, les femelles d'été qui éclosent à partir de juin se succèdent sans interruption et récoltent le pollen pendant toute la belle saison. NOLL admet, au contraire, l'existence de deux générations bien distinctes de femelles d'été, la troisième étant constituée de mâles et de femelles futures fondatrices. Pour BONELLI, qui a effectué ses recherches en Italie, près de Bologne, il est bon de le souligner, le nombre de générations de femelles d'été s'élève à 4, peut-être même à 5. Quoi qu'il en soit, et c'est là le fait important, les femelles d'été demeurant vierges, bien que quelques mâles soient parfois produits en même temps qu'elles (et peut-être aussi par elles), *la descendance femelle du nid provient exclusivement de la fondatrice qui pond jusqu'en automne*.

Les femelles d'été, qui ne vivent que de 3 à 6 semaines, prennent alors la valeur d'*ouvrières*. La fondatrice, dont la longévité peut excéder légèrement une année, est la *reine* du nid. Les femelles d'été de l'espèce *malachurus* sont différentes des fondatrices : elles sont plus petites, plus minces ; la forme de la tête est particulière ; la pilosité de l'abdomen plus espacée et plus pâle que chez leur mère. Ces femelles ont d'abord été décrites comme appartenant à une espèce différente de *malachurus* : l'espèce *longulus* Smith. On leur a conservé ce nom mais tout le monde admet maintenant qu'elles sont bien les femelles d'été de l'espèce *malachurus*.

Nous avons affaire ici à une société estivale, une reine et plusieurs ouvrières, ses filles, travaillant dans un même nid.

2^o Autres interprétations (aujourd'hui abandonnées).

a) FABRE (1903) a signalé *Halictus malachurus* comme parthénogénétique deutérotoque, les femelles pouvant produire sans fécondation, à une génération au moins, des mâles et des femelles.

Autrement dit les femelles d'été, issues de la fondatrice, seraient elles aussi pondeuses et, bien que non fécondées, donneraient naissance à des mâles et à de futures fondatrices.

b) Pour LEGEWIE (1922 et 1925), dont l'interprétation rejoint celle de ARMBRUSTER (1916), la fondatrice creuse au printemps quelques cellules, les approvisionne, y dépose ses œufs. Elle meurt au bout de 6 semaines soit avant ou juste après l'éclosion de sa progéniture. Cette génération, agamique, se développe à partir d'œufs fécondés à l'automne précédent. Elle se compose de femelles *longulus*. Celles-ci creusent et approvisionnent de nouvelles cellules. Les œufs sont pondus par les plus grands individus de la première génération, ne sont pas fécondés mais donnent naissance à une deuxième génération d'été, agamique, composée de femelles *longulus* un peu plus petites. Celles-ci répètent le comportement de la génération précédente mais leur descendance, produite parthénogénétiquement, comprend des mâles et des femelles, en nombre à peu près égal, de la forme *malacharus* : elle constitue la génération finale.

ARMBRUSTER et LEGEWIE admettent donc l'existence de 3 générations annuelles : 2 générations d'été successives, agamiques, alternant avec une seule génération finale bisexuée.

B) *Autres espèces sociales.*

A côté de *Halictus malachurus*, STÖCKHERT cite deux autres espèces sociales : *Halictus pauxillus* est la forme d'été de *Halictus immarginatus* dont elle se distingue, non seulement par sa taille plus réduite, mais par la ponctuation particulière de l'abdomen ; les femelles d'été de *Halictus maculatus* sont nettement plus petites que leur mère (6,5 à 8,5 mm. contre 8 à 10 millimètres de long).

FABRE (1879-1880, 1903) note l'absence de mâles dans la première génération de *Halictus calceatus* et de *Halictus scabiosæ*. Nous avons nous-même observé que les premières femelles de *Halictus scabiosæ* étaient beaucoup plus petites et plus grêles que leur mère ; leur tête est moins grosse par rapport au corps ; ces femelles demeurent vierges et, tout au moins en ce qui concerne les premières écloses, ont des ovaires atrophiés ; quelques mâles sont produits en même temps qu'elles mais en nombre restreint ; la reine, qui a d'abord un comportement de solitaire, se spécialise dans la ponte et la garde du nid quand éclosent ses premières filles.

Dans ces exemples, la société, liée à l'apparition des premières femelles estivales, ne subsiste que pendant l'été. Quand éclosent les mâles et les femelles de la dernière génération, la vieille reine meurt. Les jeunes reines quittent le nid natal, sont fécondées, passent l'hiver dans quelque abri ; chacune fonde, au printemps, pour son propre compte, un nid nouveau.

Le nombre d'espèces sociales, actuellement connues en France, est donc très faible. Il s'élève à 5 ou 6 unités. Il est vrai que les espèces du genre *Halictus* sont loin d'avoir été toutes étudiées. Il est probable qu'au fur et à mesure que progressera notre connaissance en ce domaine encore peu exploré, la liste des formes sociales se fera plus longue.

CHAPITRE PREMIER

***HALICTUS MARGINATUS* BRULLÉ : TRAVAUX ANTÉRIEURS**

L'espèce à laquelle nous nous sommes intéressée dans cet ouvrage, *Halictus marginatus*, a été, contrairement à l'espèce *malachurus*, fort peu étudiée. La femelle en a été décrite, en 1832, par Auguste BRULLÉ, dans son *Expédition scientifique de Morée*. C'est donc en Grèce que cette espèce a été signalée pour la première fois. « Cette espèce est la plus répandue de toutes celles de ce genre pendant la fin de mai », nous indique l'auteur. Le mâle n'a été décrit que beaucoup plus tard, en 1873, par KRIECHBAUMER, sous le nom de *Halictus gribodoi*. Nous verrons que les deux sexes de *Halictus marginatus* ne volent jamais simultanément. Il n'est donc pas étonnant que le mâle et la femelle aient été trouvés et décrits séparément.

Les renseignements concernant le mode de vie de *Halictus marginatus* sont peu abondants. FRIESE, en 1891, nous donne quelques brèves indications sur la nidification de *Halictus fasciatus* Schenck qui n'est autre que *Halictus marginatus* Brullé : il trouve près de Budapest, non loin de l'Adlerberg, un grand nombre d'Insectes de cette espèce ayant fait leurs nids dans un chemin.

En 1932 paraissent deux courtes notes : l'une du baron VON TUNKL intitulée « La vie en commun dans le même nid de *Halictus marginalis* Brullé et de *Andrena albicans* Müller », l'autre de HOHNDORF : « Remarques sur l'article du baron VON TUNKL : la vie en commun dans le même nid de *Halictus marginatus* Brullé et de *Andrena albicans* Müller ». Ces deux articles représentent la somme de nos connaissances sur la biologie de *Halictus marginatus* au moment de notre première publication (1955). VON TUNKL nous communique le résultat d'observations faites en mai 1931 et y ajoute quelques interprétations personnelles :

— l'espèce étudiée est *Halictus marginalis* Brullé ;

— les nids, au nombre de plusieurs centaines, se présentent comme des monticules formant des groupes d'importance variable ; ils couvrent le sol argileux et dur d'un chemin placé le long d'un groupe de jeunes Chênes ; ils constituent une colonie très étendue, animée par de nombreuses femelles rentrant chargées de pollen ;

— si l'on enlève d'un monticule la terre friable qui le recouvre, on met à nu une construction assez dure en forme de tour : la cheminée ; les cheminées ont plusieurs centimètres de haut et quelques millimètres d'épaisseur ; elles sont construites verticalement sur un terrain horizontal, légèrement incliné ; elles ressemblent à des volcans éteints ; elles sont utiles en ce qu'elles protè-

gent le nid contre les Insectes pillards, leur interdisant l'accès aux cellules souterraines renfermant des larves et nymphes « savoureuses et bien nourries » ; deux de ces cheminées, très rapprochées, conduisaient à une galerie commune.

L'auteur trouve, parmi les femelles recueillies sur place, une *Andrena albicans*. Il en conclut que *Halictus marginalis* et *Andrena albicans* vivent ensemble dans le même nid.

HOHNDORF répond à cela, sur un ton ironique :

— l'espèce dont parle VON TUNKL est, en fait, *Halictus marginatus* et non *marginalis* ; elle est répandue dans le sud de l'Europe ; on la trouve dans le sud du Pays de Bade et au Kaiserstuhl ;

— le fait que deux cheminées conduisent à une galerie commune ne prouve pas du tout que *Halictus marginatus* vive en société, ce que semble vouloir dire VON TUNKL ;

— ce n'est pas parce que *Halictus marginatus* et *Andrena albicans* ont été capturées en un même lieu qu'il faut en conclure qu'elles vivent dans le même nid : c'est là une vue totalement erronée.

Que nous enseignent ces deux articles ?

Que l'espèce *marginatus* est répandue dans tout le sud de l'Europe ; que les nids, construits dans le sol dur et argileux d'un chemin, sont groupés et forment une colonie très étendue ; qu'ils sont prolongés au dehors par des cheminées ; que les femelles récoltent le pollen au début de mai ; qu'enfin rien ne permet de supposer, comme c'est le cas chez *Halictus malachurus*, que *Halictus marginatus* vive en société.

En 1956, un auteur yougoslave, Sima GROZDANIC, publie une note intitulée « *Halictus marginatus* Brullé, forme intermédiaire entre espèces solitaires et sociales ». Cette note est postérieure à notre première publication (1955, donnant les grandes lignes du cycle de l'espèce. L'auteur y décrit le nid de *Halictus marginatus* et nous expose le résultat de ses observations :

- les nids sont groupés en colonies plus ou moins denses ;
- ils sont prolongés au dehors par des monticules en forme de cône ;
- chaque nid est habité par plusieurs femelles qui se livrent à un travail collectif ;
- les femelles séjournent longtemps dans leur nid : pendant tout le printemps et l'été ;
- les femelles, après la construction et l'approvisionnement du nid, font une pause, un certain temps, avant de pondre ;
- les cellules contenant le couvain demeurent ouvertes.

La plupart de ces observations sont exactes, mais incomplètes. L'auteur n'a pas vu l'essentiel, ou, plutôt, il ne l'a pas encore vu, comme il l'avoue lui-même :

« Toute une série de problèmes sont restés sans solution. Par exemple nous ne savons pas encore de quelle mère, chef de lignée, sont issues les femelles dont l'activité a été décrite dans cet ouvrage. Nous ne savons pas non plus

lesquelles de ces femelles ont pondu, après avoir terminé la construction du nid et l'approvisionnement des cellules. De même nous ignorons quand apparaissent les nouvelles générations, au stade imago, quelles relations existent entre elles et les vieilles Abeilles, enfin de quelle manière apparaissent les femelles et les mâles en automne, quand a lieu la copulation et où les femelles fécondées passent l'hiver. Il se peut que mes futures investigations, en 1956, donnent une réponse à ces questions. »

La note de GROZDANIC constitue donc un travail préliminaire. Elle renferme des observations intéressantes mais ne nous renseigne aucunement sur le cycle de l'espèce, encore moins sur l'état social propre à cette espèce.

CHAPITRE II

LA BOURGADE

Les nids de *Halictus marginatus*, construits à proximité les uns des autres, forment des agglomérations ou bourgades localisées sur des espaces restreints. FABRE, le premier, alors qu'il étudiait les mœurs de *Halictus zebra* (= *scabiosæ*), introduit dans la littérature scientifique la notion de bourgade. Pour lui, ce terme s'applique uniquement à la réunion d'un petit nombre de nids sur un espace limité : « Au sujet de l'Halicte zèbre, je disais le hameau, la bourgade, et l'expression convenait. Ici le terme de cité suffit à peine. » C'est PICARD qui, en 1933, a donné le nom de bourgade à la réunion de nombreux nids en des points précis où se trouvent réalisées des conditions propices à la nidification des Insectes. Le rassemblement n'est dû qu'à une attraction commune pour certains facteurs de milieu et non à une inter-attraction entre les nidifiants. Une bourgade ne constitue donc pas un groupement social mais une forme particulière de foule. Les Halictes sociaux groupent en bourgades leurs nids habités par des sociétés distinctes.

I. — BIOTOPE. CLIMAT. ASPECT DES NIDS

A. Biotope.

Nos recherches, concernant la biologie de *Halictus marginatus*, ont été poursuivies dans la région des Eyzies (Dordogne), au lieu-dit Vilajou, sur une seule bourgade, pendant 5 années consécutives (1954-1959). Quelques observations et expériences complémentaires ont été effectuées dans un pré en friche situé dans le Lot.

La bourgade de Vilajou comptait, en 1956, plus de mille nids. Elle s'est édifiée en bordure d'un chemin vicinal, sur le flanc sud d'un coteau planté de Chênes. Elle s'étend sur une longueur d'une centaine de mètres et une largeur de 80 centimètres environ. Les Chênes qui bordent le chemin sont de hauteurs inégales et plus ou moins proches les uns des autres. Il en résulte que les diverses portions de la bourgade se trouvent, suivant les heures du jour, plongées dans l'ombre ou, au contraire, baignées de soleil.

Le chemin est dur et pierveux. Sa bordure sud, sur laquelle s'est établie la bourgade, est très légèrement surélevée, horizontale et recouverte d'herbe. Elle est coupée, de place en place, par des caniveaux qui assurent, en période de pluie, l'écoulement des eaux du chemin vers la vallée. Elle est constituée

essentiellement d'une couche de terre superficielle brunâtre, poussiéreuse et d'une couche profonde de sable argileux compact, plastique, d'un rouge assez vif. C'est dans cette couche profonde que les Insectes édifient leurs cellules. De gros blocs, provenant de l'empierrement du chemin, se trouvent, par endroits, inclus dans ces deux couches.

Les nids ne sont pas disposés régulièrement le long du chemin mais se répartissent, en gros, en 5 îlots à très forte densité séparés les uns des autres par des espaces moins habités. En certains points, un nid se trouve isolé dans plusieurs mètres carrés de terrain. Par contre il est possible, dans les endroits les plus denses, de dénombrer plus de 40 nids dans un seul mètre carré. Les îlots à forte densité se groupent, soit à l'emplacement des caniveaux, soit sur les surfaces où l'herbe est rare. Cette répartition particulière des nids est, nous le verrons, étroitement liée à la croissance et à l'extension de la bourgade.

B. Climat. Ses conséquences écologiques.

P. MAILLET (1957) a donné une bonne étude des éléments climatiques concernant la région des Eyzies (Dordogne).

a) *Pluviométrie*. — La courbe des précipitations mensuelles (fig. 1) indique

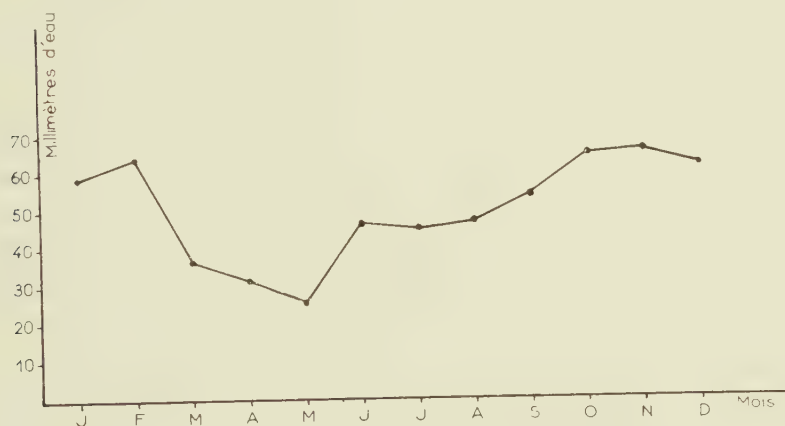


Fig. 1. — Courbe des précipitations moyennes mensuelles à la Station Biologique des Eyzies.

que les mois les moins pluvieux sont avril et mai. Or ces mois correspondent précisément à la sortie des femelles de *Halictus marginatus* (cf. p. 348).

b) *Températures*. — MAILLET a comparé les températures de deux stations à climats différents : d'une part la station des Eyzies, située au creux d'une vallée taillée verticalement dans un plateau calcaire ; d'autre part la station de Fleurac située sur le plateau à 100 mètres au-dessus des Eyzies. La distance séparant ces deux stations est de 9 kilomètres.

Le biotope de Vilajou présente des caractères intermédiaires entre Fleurac et Les Eyzies. Il est, en effet, situé à flanc de coteau, sur le versant exposé au

sud ; il domine une petite vallée. En raison de l'exposition du lieu, les températures maxima de Vilajou sont à rapprocher de celles des Eyzies également à exposition sud. Pour les températures minima, la moyenne Fleurac-Les Eyzies convient à Vilajou. La figure 2 donne les courbes de températures minima, moyenne et maxima ainsi calculées pour Vilajou.

La hausse printanière se produit, comme on le voit, de mars à avril, ce qui correspond précisément à l'entrée en activité de *Halictus marginatus* (cf. p. 346). Mais les températures considérées sont celles de l'atmosphère. Or, lorsque les femelles de *Halictus* sortent de leur sommeil hivernal, elles sont

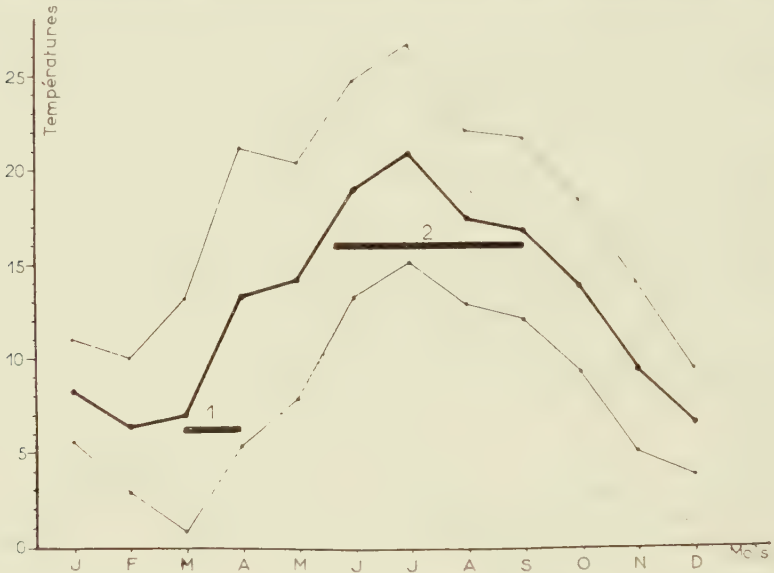


Fig. 2. — Evolution de la moyenne mensuelle des températures maxima, moyenne et minima calculée pour le biotope de Vilajou.
1. Eveil printanier. 2. Développement estival.

soumises à la température du sol. Nous verrons plus loin que les cellules où hivernent ces Abeilles sont situées à une profondeur de 30 à 60 centimètres. Le 1^{er} avril 1959, nous avons procédé à des mesures de température dans le sol, à différentes profondeurs. Ces mesures sont résumées dans le tableau suivant :

Profondeur	Matin (10,30 h. à 11,30 h.)	14 heures	Soir (16,30 h. à 17,30 h.)
— 25 cm.	10°0 C	10°9 C	11°5 C
— 50 cm.	11°6 C	11°4 C	11°3 C
— 62 cm.	11°6 C	11°6 C	11°6 C

Rappelons qu'à cette époque, les températures atmosphériques les plus basses sont atteintes vers 6 ou 7 heures, les températures les plus élevées vers 14 heures.

— A 25 centimètres de profondeur, les variations nycthémerales sont ressenties avec un retard de quelques heures. De plus, elles sont très atténuées et ne dépassent pas 2° C.

— A 50 centimètres de profondeur, ces variations sont ressenties avec un retard d'une demi-journée environ et sont encore plus atténuées, puisqu'elles ne dépassent pas 0°5 C.

— A 60 centimètres de profondeur, il n'y a plus de variations sensibles. La température est constante au cours d'une même journée. Mais cette absence de variations à courte période (= nycthémerales) n'exclut pas l'existence de variations à longue période = saisonnières. En effet, la température, à 60 centimètres de profondeur, est voisine de la température atmosphérique moyenne, au début d'avril (13·3 C pour avril, après une moyenne de 7° C pour mars). Il est plausible de lier la température du sol, à cette profondeur, à la température moyenne de l'atmosphère, dont la lente variation produit, dans le sol, des effets plus durables et plus pénétrants.

Dans ces conditions, on remarque que les femelles de *Halictus* commencent les travaux de creusement dans le nid où elles ont hiberné lorsque la température y atteint environ 10° C. Ceci se produit à la fin de mars. Or, la date d'apparition des premiers déblais (cf. p. 346) est toujours très voisine du 20 mars. Ce fait a été constaté au cours de 5 printemps consécutifs (1955-1959).

La courbe des températures maxima peut être rapprochée de l'activité externe des *Halictus*. En effet, les Abeilles ne sortent qu'aux heures les plus chaudes de la journée : de 10 heures à 16 heures environ (cf. p. 350) ; lors de leurs premières sorties elles ne quittent le nid, le plus souvent, qu'à 11 heures, voire à 12 heures (cf. p. 350). On peut donc considérer que les *Halictus* ne sortent du nid que lorsque la température atmosphérique a atteint une valeur proche de 20° C. Le fait est qu'à 15° C elles ne manifestent aucune aptitude au vol : des Abeilles rapportées au laboratoire sont incapables de s'envoler lorsque la température est de 15° C ; par contre, à 20° C, elles s'envolent en direction des fenêtres. Nous constatons que les températures atmosphériques maxima de 20° C ne sont guère atteintes qu'en avril ou, pour certaines années, à la fin de mars. Ceci correspond bien aux premières sorties de *Halictus marginatus*.

Il ne faut toutefois pas imputer à la seule température l'inaptitude au vol des femelles au moment de leurs premières sorties (cf. p. 348) : les muscles du vol n'ayant jamais fonctionné, un certain entraînement au vol peut être nécessaire. Entre la première sortie et l'envol d'un *Halictus*, il s'écoule toujours un certain temps qui peut correspondre à l'élévation de la température interne de l'Insecte.

Le développement du couvain (cf. p. 360) se fait, en moyenne, de la mi-juin à la mi-août, soit pendant les trois mois ayant la plus haute température moyenne (au-dessus de 17° C). Dans leurs cellules souterraines, les larves sont donc soumises à une température comprise entre 17° C et 21° C ; cette température varie lentement et passe par un maximum en juillet. Le couvain exige deux mois entiers pour atteindre le stade imaginal : le développement embryon-

naire et post-embryonnaire est remarquable par sa longue durée. C'est peut-être le point le plus sensible de cette espèce. En effet, le couvain a besoin d'une température proche de 20° C pendant les deux mois de son développement. De plus, ce couvain n'apparaît qu'un mois après la fin de l'approvisionnement soit deux mois et demi après le réveil printanier. On comprend ainsi pourquoi *Halictus marginatus* ne remonte guère vers le nord. Le biotope de Vilajou correspond même à une limite climatique pour l'espèce envisagée. En effet, le climat de la région des Eyzies présente des variations annuelles assez fortes. Nos observations ont montré que le climat estival d'une année avait la plus grande influence sur la population des nids lors de l'année suivante. L'année 1955 a bénéficié d'un été très chaud (précédé d'un printemps également très chaud). L'élévation de la température atmosphérique moyenne (et donc de la température interne des nids) a accéléré le développement qui a duré moins de deux mois (adultes dès la fin de juillet). Par suite, en 1956, la bourgade renfermait une population plus abondante que jamais. Par contre, l'été 1956 a été très froid : le développement du couvain en a été très affecté, durant jusqu'à plus de trois mois. Le résultat s'est manifesté en 1957 par une forte réduction de la population dans la bourgade. Nous avons cru alors que la bourgade était menacée de disparaître. Mais l'année 1958 a permis une remontée appréciable de la population en 1959.

Les conséquences écologiques du climat sur *Halictus marginatus* se manifestent donc avec d'autant plus de netteté que cette espèce a été étudiée dans une région correspondant à sa limite climatique nord.

C) Aspect des nids.

Comment se présentent extérieurement les nids ?

Nous choisirons, pour les décrire, la période de fin d'approvisionnement qui se situe au mois de mai. La surface du sol est alors hérissée de manchons ou cheminées construites en terre, d'un rouge assez vif qui fait tache sur le fond brunâtre environnant (Pl. I). Ces cheminées forment des édifices cohérents, durs au toucher, que l'on peut arracher sans les briser. Le conduit qui les traverse et mène au cœur du nid est lisse mais non poli. Il s'ouvre à l'extérieur par un orifice circulaire de 3 millimètres de diamètre. Puis, très vite, il s'élargit et atteint 5 millimètres de diamètre. Il y a donc resserrement du conduit à son extrémité supérieure (fig. 3).

Les cheminées sont de hauteur variable. Elles peuvent atteindre 6,5 cm. Tous les intermédiaires existent entre



1 cm

Fig. 3. — Coupe longitudinale d'une cheminée montrant le rétrécissement de la partie supérieure du conduit.

les tout petits manchons qui dépassent à peine la surface du sol et ces constructions élevées. Certains orifices sont entourés de quelques déblais de terre peu abondants, non agencés en cheminée. D'autres enfin ne sont entourés d'aucun déblai et se présentent comme de simples trous à l'emporte-pièce. Les nids revêtent donc des aspects divers (fig. 4).

Autour de la bourgade règne une animation intense. Des milliers de femelles survolent les lieux. Elles sortent des nids, s'envolent vers les prés, reviennent chargées de pollen. Dans un même nid cohabitent plusieurs femelles qui prennent part à l'approvisionnement. C'est dans les nids à très haute cheminée que les femelles pourvoyeuses sont les plus nombreuses : en l'espace d'une minute on peut en voir sortir ou rentrer une dizaine. Dans les nids à che-

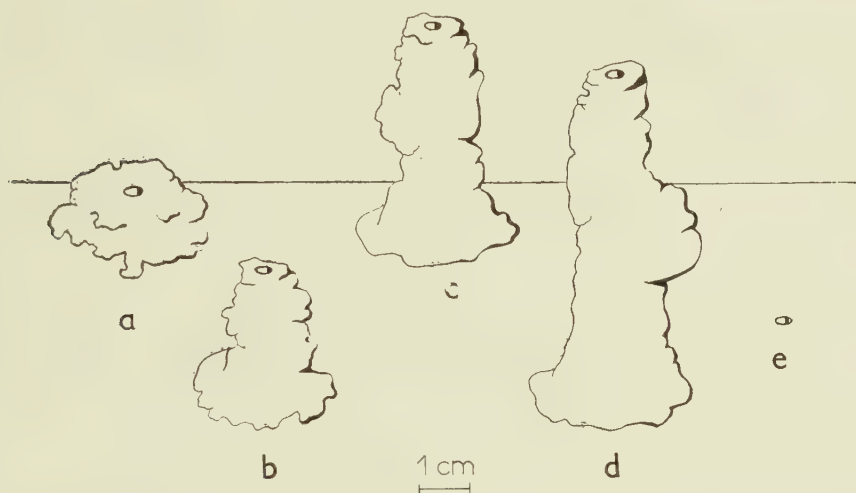


Fig. 4. — Aspects différents que revêtent les nids au printemps : *a*, orifice entouré de quelques déblais ; *b*, *c*, *d*, cheminées de hauteurs diverses ; *e*, simple orifice, non entouré de déblais.

minée moins élevée les femelles sont moins nombreuses. On n'observe aucun apport de pollen dans les simples trous à contours nets. Nous verrons quelle est la signification précise de ces nids.

Les caractéristiques essentielles de la bourgade sont donc les suivantes :

A) Sa localisation. Nous n'avons jamais pu, malgré de fréquentes randonnées de prospection, découvrir dans la région des Eyzies une seule autre bourgade de *Halictus marginatus*. Il semble que cette espèce soit, tout au moins en ce qui concerne le département de la Dordogne, très localisée. Les bourgades de *Halictus malachurus*, par contre, abondent dans la région. Considérons maintenant l'emplacement sur lequel s'est édifiée la bourgade. Le chemin au bord duquel elle a pris naissance est, au total, long de plus de 2 kilomètres. Il se trouve soumis en gros, tout au long de son parcours, aux mêmes conditions écologiques. Or la bourgade n'occupe qu'une très faible portion de ce chemin : 1/20 environ.

B) Les aspects différents que revêtent les nids : avec ou sans cheminée.

a) Avec cheminée : les cheminées sont de hauteurs diverses.

La présence de cheminées à l'entrée des nids n'est pas spécifique de *Halictus marginatus*. Des cheminées ont été décrites chez plusieurs espèces du genre *Halictus*. Mais ce n'est que chez *Halictus marginatus* qu'elles atteignent une taille aussi élevée.

b) Sans cheminée : les orifices sont entourés ou non de déblais de terre.

C) La pluralité des femelles pourvoyeuses dans chaque nid, au printemps. Chez la plupart des espèces du genre *Halictus*, chaque nid renferme, au printemps, une femelle unique. Chez certaines espèces, c'est le cas de *Halictus malachurus* et de *Halictus calceatus*, il arrive que plusieurs fondatrices cohabitent dans le même nid. D'après les auteurs, ces femelles peuvent être au nombre de 5 ou 6. Dans le cas de *Halictus marginatus*, les femelles qui, au printemps, occupent un même nid sont parfois très nombreuses : il arrive qu'elles dépassent la centaine.

II. — ASPECT EXTÉRIEUR DE LA BOURGADE AU COURS DE L'ANNÉE

A) Creusement.

Vers la fin du mois de mars, alors qu'aucun Insecte n'est visible au dehors, apparaissent à la surface de la terre des monticules de déblais fig. 5 a. Ces monticules indiquent un travail souterrain des Insectes. Ceux-ci débouchent

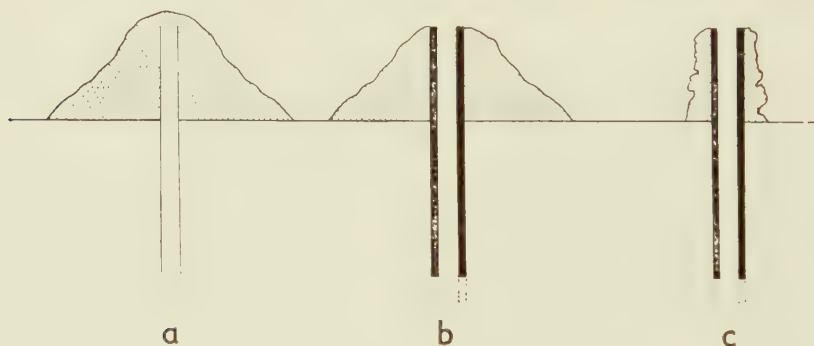


Fig. 5. — Stades successifs de l'édification d'une cheminée : a, élimination de déblais de terre par le conduit ; b, formation, à la suite du damage, d'un manchon de terre tortement tassée entourant le conduit sur toute sa longueur ; c, mise à nu du manchon ou cheminée par suite de l'élimination des déblais de terre entourant la partie supérieure du conduit.

le conduit d'entrée des nids où ils ont passé l'hiver, creusent de nouvelles cellules. Ils transportent à reculons, par « brassées » successives, la terre résultant de l'excavation de ces cellules et la déposent à l'entrée du nid. Ainsi se forment des monticules qui s'ébranlent à chaque nouvel apport de terre.

B) *Damage.*

Après ce premier travail de creusement commence le damage du conduit. On peut observer directement, par l'orifice d'entrée d'un nid, le comportement de la femelle qui se trouve placée le plus haut dans le conduit. Elle a la tête en bas et l'abdomen en l'air, celui-ci dépassant parfois légèrement le bord supérieur du conduit. Le damage résulte de la combinaison de deux mouvements :

- a) l'abdomen oscille dans un plan vertical, sa face ventrale battant la terre à intervalles réguliers et courts; ceci a pour effet de tasser localement la terre;
- b) ce faisant, l'Insecte exécute lentement une rotation autour de l'axe du conduit; de la sorte il tasse successivement tous les secteurs d'un tronc de cylindre de hauteur presque égale à la longueur de l'abdomen; la vitesse de rotation n'est pas constante et il peut se produire des retours en arrière. Le même travail, effectué à des niveaux différents, aboutit à la formation, tout autour du conduit, d'une paroi solide faite de terre fortement tassée.

Le damage n'est pas l'œuvre d'une seule femelle. Plusieurs y participent. Si l'on capture une femelle en train de damer la partie supérieure du conduit, elle est rapidement remplacée par une autre qui vient occuper son poste. Même jeu si l'on capture cette deuxième femelle. Nous avons ainsi prélevé successivement 5 femelles dans un même nid, chacune continuant l'œuvre de la précédente. Remarquons à ce propos que chaque individu du nid, qui peut prendre la suite d'un autre dans l'accomplissement d'une tâche, manifeste une évidente aptitude à la régulation des actes

C) *Édification des cheminées.*

Chaque conduit se continue, au-dessus de la surface du sol, à travers le monticule de déblais amassé à l'entrée du nid. La terre qui l'entoure directement, dans cette partie supérieure de son parcours, est, comme ailleurs, fortement tassée à coups d'abdomen. Elle forme, au sein du monticule, un manchon solide (fig. 5 b). Ce manchon est, tout d'abord, invisible parce qu'entièrement masqué par l'amas de déblais qui l'entoure. Puis, petit à petit, les pluies de printemps entraînent les particules de terre non consolidée et mettent à nu les manchons qui se dressent alors comme de véritables cheminées, d'abord trapues, puis de plus en plus minces à mesure qu'elles sont mieux lavées par les eaux (fig. 5 c).

Il semble d'ailleurs que la terre dont sont constituées les cheminées soit non seulement tassée mais imprégnée d'un liquide salivaire qui durcit en séchant. Les cheminées ne se présentent pas comme des constructions de forme régulière, à paroi externe lisse; leur surface est au contraire rugueuse, leur structure grossière, leur épaisseur variable : des particules de terre provenant des monticules de déblais se trouvent soudées au manchon qui entoure immédiatement le conduit par suite de la diffusion, à travers l'épaisseur du manchon, du liquide salivaire émis à la surface interne du conduit.

Il est important de remarquer que les Insectes ne construisent pas leur cheminée. Nous n'avons jamais vu un *Halictus* travailler, hors de son nid, à l'édification de la paroi externe de sa cheminée. L'Insecte construit et consolide intérieurement son conduit jusqu'à ce qu'il rencontre l'air libre. La cheminée s'édifie en quelque sorte passivement. Elle résulte de la prolongation du conduit à travers le cône de déblais de terre amoncelé à l'entrée de chaque nid. Si l'on arrache une cheminée, une fois les travaux de creusement terminés, celle-ci n'est pas reconstruite. Et le comportement des Insectes habitant le nid ainsi mutilé n'est nullement modifié si ce n'est immédiatement après l'ablation de la cheminée : les femelles revenant au nid sont d'abord désorientées, puis, dès qu'elles ont découvert l'entrée de leur nid, elles s'y engagent. Si la cheminée n'est pas reconstruite, l'orifice d'entrée est ramené à un diamètre de 3 millimètres.

Après une forte pluie, il est fréquent de constater, même si la période de creusement est dépassée, une nouvelle sortie de déblais avec damage du conduit. Il peut s'agir ici seulement d'une réparation de la partie supérieure du conduit qui a pu être partiellement obstruée par la terre entraînée avec les eaux de pluie.

Le passage d'un tas de déblais informe à une cheminée bien différenciée se fait progressivement, d'autant plus rapidement que les pluies de printemps sont plus nombreuses. C'est généralement à la fin de la période d'approvisionnement que les cheminées sont les mieux dessinées. Les nids qui surgissent dans un endroit herbu prennent très vite un aspect de cheminée : les particules de terre accumulées au sommet du tumulus se trouvant retenues par les herbes ne s'éboulent pas et s'amoncellent sur place.

Une cheminée est d'autant plus élevée que le tas de déblais résultant de l'excavation des cellules est plus important. *La hauteur d'une cheminée dépend donc du nombre de cellules que renferme le nid.*

Les travaux de préparation des nids : creusement des cellules, damage du conduit, durent une huitaine de jours. Pendant cette période, rappelons-le, aucun Insecte n'est visible hors de son nid. Dès qu'elles s'éveillent de leur repos hivernal, les femelles se mettent au travail dans le nid même où elles sont nées, *sans s'être préalablement nourries au dehors*. Elles ne quittent leurs nids qu'après la fin des travaux de creusement.

D) *Sortie des femelles.*

Vers la fin de mars ou le début d'avril, quand le temps est beau et chaud, les femelles, par milliers, commencent à quitter leurs nids. Cette sortie se produit quand la température atmosphérique atteint une valeur proche de 20° C (cf. p. 343). En 1958, la première sortie des femelles n'a eu lieu que le 19 avril par suite des pluies et de la température anormalement froide du printemps de cette année ; et, cependant, comme d'habitude, les travaux avaient commencé dans les nids à la fin de mars.

Les femelles ne peuvent pas voler immédiatement ; elles agitent leurs

ailles, essaient de prendre leur vol mais retombent lourdement sur le dos. Certaines grimpent en haut des herbes, y demeurent parfois immobiles un certain temps, se chauffant au soleil, puis tentent en vain de s'élever dans les airs. Elles regagnent alors leur nid en marchant. Après quelques essais, toutes finissent par s'envoler. Elles exécutent alors autour de leurs nids de longs vols d'orientation. Le nombre de femelles qui survolent ainsi les lieux lors de la sortie printanière est tel que l'on perçoit, en s'approchant de la bourgade, un bourdonnement intense. Quand le repérage des lieux est terminé, les femelles s'envolent au loin à la recherche de fleurs.

E) Alimentation.

Au pied du coteau sur lequel s'est édifiée la bourgade s'étend une vallée verdoyante occupée par des prés remplis de fleurs des champs, principalement Renoncules et Pâquerettes. Vers ces prés se dirigent les femelles. Elles commencent par se nourrir abondamment de nectar. Elles ne se sont pas alimentées depuis leur naissance. De nombreuses femelles ont été capturées et disséquées alors qu'elles rentraient au nid, à l'époque de leurs premières sorties. Toutes avaient le jabot rempli de nectar. Nous avons observé directement les femelles occupées à se nourrir, au soleil, sur les fleurs de *Ranunculus*. Peu actives, elles restent longtemps sur une même fleur et, immobiles, aspirent le jus sucré. Puis, posées sur les pétales, elles régurgitent le nectar et le concentrent par évaporation : le nectar est recueilli sur la glosse incurvée et maintenu latéralement par les galéas et les palpes maxillaires. Par suite d'un mouvement de « battage » des pièces buccales, que RAYMENT (1955) a fort bien décrit, le nectar se trouve alternativement étiré en un fil puis contracté en un globule : d'abord très fluide, il s'épaissit rapidement au cours de cette opération. Le phénomène de la concentration du nectar est général chez les *Halictus*. Nous l'avons observé chez de nombreuses espèces.

Après s'être gorgés de nectar, les Insectes consomment du pollen.

Au retour de leurs premières sorties, les femelles retrouvent parfois difficilement leur nid. Elles errent alors aux alentours de ce nid, le recherchant plus ou moins longuement. Cette période de tâtonnements peut durer plusieurs jours. Après quoi les Insectes retrouvent immédiatement leur nid.

F) Approvisionnement.

Après s'être abondamment nourries pendant 3 ou 4 jours, les femelles se livrent à la récolte du pollen (Pl. III). Elles rapportent alors au nid leur charge de pollen. Dans les nids pourvus d'une haute cheminée l'animation est grande. Il n'est pas rare de voir plusieurs femelles pourvoyeuses atterrir simultanément au sommet d'une même cheminée. Chaque femelle attend alors, pour s'engager dans le conduit, que la précédente y soit elle-même descendue. D'autres femelles quittent le nid, débarrassées de leur charge de pollen. Les allées et venues des Insectes dans les deux sens sont presque continuelles. Par

contre, dans les nids pourvus d'une courte cheminée, l'animation est moindre. Le nombre de femelles pourvoyeuses est plus faible.

Si nous observons maintenant le comportement des femelles occupées à amasser le pollen des fleurs de la vallée, nous remarquons aussitôt qu'au calme des jours précédents fait suite une véritable fièvre. Très actives, toujours en mouvement, les Abeilles brossent le pollen sur leurs pattes postérieures, volent de fleur en fleur. Les pelotes polliniques grossissent à vue d'œil et, dès que la charge est complète, les femelles s'envolent vers leurs nids. Tout se passe à une cadence accélérée. Plus le temps est chaud, plus les femelles sont vives. Elles sortent des nids en trombe, s'affairent sur les fleurs, rentrent au terrier parfois même sans se poser sur la partie supérieure de la cheminée. Quand le temps est plus frais, la cadence se ralentit.

L'approvisionnement dure un peu plus de 15 jours si le temps est constamment beau, plus longtemps dans le cas contraire. C'est ainsi qu'en 1955, année particulièrement chaude, l'approvisionnement, commencé le 12 avril, s'est terminé le 30 avril. En 1957, par contre, l'approvisionnement, sans cesse interrompu par des journées entières de pluie, s'est étendu du 5 avril au 15 mai. Ces temps d'approvisionnement sont valables pour l'ensemble de la bourgade et non pour un nid, pris isolément.

Au début de la période d'approvisionnement, les femelles ne quittent guère leur nid avant 11 heures. Par la suite, elles sortent de plus en plus tôt. Le 2 mai 1958, 8 jours après le début de l'approvisionnement, plusieurs femelles amassaient déjà du pollen dans leur nid à 8,30 h.

La sortie des femelles de *Halictus marginatus* est donc, dans une certaine mesure, liée au temps : la première sortie ne peut avoir lieu que par beau temps ; de plus, le maximum d'activité journalière coïncide avec la température la plus élevée. Toutefois, au bout de quelques jours, les femelles semblent moins sensibles aux conditions atmosphériques et sortent de plus en plus tôt.

L'approvisionnement, commencé dans la matinée, se termine l'après-midi entre 16 et 17 heures, rarement plus tard.

G) Fermeture des nids.

A la fin de l'approvisionnement, les nids se ferment. Les femelles qui se trouvent à l'intérieur en bouchent les entrées avec de la terre. Tout rentre alors dans le calme. Bientôt, plus une seule femelle n'est visible au dehors. A la période d'intense activité printanière fait suite une longue phase de repos. L'été se passe ainsi, dans le silence le plus complet. Les cheminées sont peu à peu dégradées par les intempéries. Elles semblent « fondre » davantage à chaque nouvelle pluie. Le plus grand nombre d'entre elles disparaît complètement. Seule quelque tache claire sur le sol sombre indique l'emplacement d'un ancien nid. Des plus grosses cheminées subsistent parfois, à l'automne, quelques ruines. Quoi qu'il en soit, il est difficile, voire impossible, de soupçonner, à la fin de l'été, la présence d'une bourgade de *Halictus marginatus*.

H) *Sortie des mâles.*

Au cours des mois de septembre et d'octobre s'ouvrent certains nids. De simples orifices apparaissent à la surface du sol à l'emplacement même où, au printemps, se dressaient les cheminées les plus élevées. Ces orifices ne sont pas entourés de déblais de terre. Aucun travail ne s'effectue à l'automne dans ces nids si ce n'est le forage du conduit. De ces quelques nids ouverts s'échappent des mâles. Ils circulent en tous sens, se posent, s'envolent. Ils exécutent des vols d'orientation autour des nids qu'ils viennent de quitter, puis s'en éloignent, vont se nourrir, reviennent. L'animation qui règne alors à l'emplacement de la bourgade est comparable à celle qui accompagne, au printemps, la sortie des femelles. En voletant et en marchant les mâles explorent la bourgade. Ils visitent les moindres excavations. Ils s'introduisent de la sorte dans les quelques nids ouverts, y demeurent un certain temps puis en ressortent. Les nids, qui ont été ainsi repérés, deviennent vite très fréquentés par les mâles.

Un fait est frappant : alors qu'au printemps les femelles sont seules visibles au dehors, à l'exclusion de tout mâle, les mâles sont seuls visibles à l'automne, à l'exclusion de toute femelle. *En cette saison, en effet, pas une seule femelle n'a été trouvée hors de son nid.*

Les mâles volent, en moyenne, jusqu'à la fin du mois d'octobre. Ils sont parfois visibles, quand le temps est beau, jusque vers le 15 novembre, rarement au-delà.

I. *Hivernage.*

Puis, de nouveau, le calme s'établit. Les nids d'où sont sortis les mâles se bouchent. Toute animation cesse au dehors. L'hiver se passe, comme l'été, dans le silence. La bourgade ne rentrera en activité qu'au printemps : alors seront entrepris, dans les nids, de nouveaux travaux de creusement et d'aménagement.

Il existe donc, dans l'année, deux périodes bien tranchées au cours desquelles les Insectes sont visibles :

1^o avril : sortie des femelles et approvisionnement des nids en pollen ;

2^o septembre et octobre : sortie des mâles.

Plusieurs particularités, propres à l'espèce *Halictus marginatus*, méritent d'être soulignées :

1^o *la permanence des femelles dans les nids où elles ont passé l'hiver* : les femelles, au printemps, agrandissent le nid même où elles ont hiverné ; chez la plupart des autres espèces du genre *Halictus*, les femelles quittent au printemps l'abri dans lequel elles ont passé l'hiver et construisent, pour leur propre compte, un nid nouveau ;

2^o *la brève sortie des femelles* : elles ne sont visibles qu'environ un mois par an, lors de l'approvisionnement en pollen des nids ; les espèces du genre *Halictus* qui entrent en activité au début du printemps ont généralement deux ou

plusieurs périodes de sortie annuelle : chez *Halictus marginatus*, l'approvisionnement, *unique dans une année*, a lieu au printemps ; les femelles de la génération nouvelle ne se montrent pas l'année de leur naissance ;

3° *le calme complet de l'été* : pendant quatre mois consécutifs, de la mi-mai à la mi-septembre, la bourgade ne donne aucun signe de vie ; tous les nids sont bouchés, toutes les cheminées dégradées ;

4° *la sortie des mâles, en automne, d'un certain nombre de nids* : tous les nids ne produisent pas de mâles ; ceux-ci ne sortent que de certains nids qui, seuls, s'ouvrent à l'automne ; les autres restent bouchés ; de plus les mâles sortent à une période où l'on ne voit pas voler de femelles ; la période de sortie des femelles et celle des mâles ne coïncident pas ; chez les autres espèces du genre *Halictus*, les mâles apparaissent quelques jours avant les femelles : les deux sexes volent simultanément et la copulation a lieu au-dehors, soit à la sortie du nid, soit, le plus souvent, sur les fleurs.

Un tableau résumera le cycle annuel moyen de la bourgade de *Halictus marginatus* :

Nids ouverts	25 mars	Apparition des monticules. Travaux d'aménagement et d'agrandissement des nids où les femelles ont passé l'hiver.
	1 ^{er} avril	Sortie des femelles. Vols d'orientation. Alimentation des femelles sur les fleurs.
	10 avril	Approvisionnement des nids en pollen.
Nids fermés	10 mai	
	juin	Rien
	juillet	
Nids à mâles seuls ouverts	août	
	10 septembre	Ouverture des nids à mâles.
	octobre	Visite, par les mâles, des nids ouverts.
Nids fermés	10 novembre	
	décembre	Rien
	janvier	
	février	
	25 mars	Apparition des monticules, etc.

CHAPITRE III

CYCLE COMPLET DE L'ESPÈCE

Les nids de *Halictus marginatus*, qui composent une bourgade, sont de constitutions différentes. Le nombre de femelles présentes dans un même nid varie considérablement d'un nid à l'autre. Certains nids ne renferment, au printemps, qu'une seule et unique femelle, d'autres plusieurs femelles : depuis quelques-unes jusqu'à plus de cent. Cette multiplicité des femelles dans les nids, dès leur ouverture, est, nous l'avons vu, spécifique de *Halictus marginatus*. Chez les autres espèces du genre *Halictus*, les nids n'abritent généralement, au printemps, qu'une seule femelle, rarement plusieurs. Chez *Halictus malachurus*, le maximum observé par STÖCKHERT est de 5. D'ailleurs, dans ce dernier cas, les femelles qui s'associent ont toutes même valeur : ce sont des fondatrices qui, chacune pour son propre compte, creusent, approvisionnent et garnissent d'œufs leurs cellules, utilisant une galerie d'entrée commune. STÖCKHERT a remarqué que, dès l'éclosion de la première génération, il ne subsistait jamais dans de semblables nids qu'une seule fondatrice. Chez *Halictus marginatus*, les multiples femelles qui peuplent les nids au printemps ne sont pas des fondatrices. *Chaque nid n'admet, en effet, qu'une seule fondatrice.* Cette espèce représente, au sein du genre *Halictus*, un cas particulier : *son cycle n'est pas annuel mais s'étale sur plusieurs années.* Les nids qui ne contiennent qu'une seule femelle sont des nids nouveaux, récemment construits, des nids de l'année. Les nids de deuxième année abritent plusieurs femelles, ceux de troisième davantage, etc. *Plus un nid est âgé, plus sa population est grande.* Dans la bourgade se juxtaposent des nids d'âges différents donc d'importance inégale. Et ceci explique les aspects différents que revêtent les nids au printemps. Car, à mesure que croissent le nid et sa population, les déblais de terre provenant du creusement des cellules sont de plus en plus importants et les cheminées qui prolongent au dehors l'entrée des nids deviennent de plus en plus élevées. *La hauteur d'une cheminée dépend de l'âge du nid auquel elle donne accès.* Une cheminée de 6 centimètres de haut indique, à coup sûr, un nid âgé d'au moins 4 ans. Une cheminée plus courte représente un nid plus jeune, moins peuplé.

Nous examinerons en détail le long cycle biologique de *Halictus marginatus* et suivrons pour cela, d'année en année, l'évolution d'un nid de cette espèce.

I. — LA FONDATION DU NID. NID DE PREMIÈRE ANNÉE

La fondation du nid est, chez *Halictus marginatus*, l'œuvre d'une femelle unique : la fondatrice.

A) *Repos hivernal des fondatrices.*

Chaque fondatrice a passé l'hiver dans son nid natal, en compagnie de ses sœurs, après avoir été fécondée, comme elles, à l'automne. Les nids qui, au printemps, abritent les fondatrices, sont des nids âgés, parvenus au terme de leur croissance. Ils ont produit, l'année précédente, des mâles et des femelles. Ils se sont ouverts à l'automne. Les mâles en sont sortis, ont fécondé les femelles puis sont morts avant l'hiver. Seules subsistent les femelles. Celles-ci demeurent au repos dans leurs cellules jusqu'au printemps.

B) *Ouverture des nids.*

Nous savons que les nids d'âges différents apparaissent sous la forme de monticules de déblais de hauteurs diverses. Toutefois, ceux qui, au printemps, abritent les fondatrices, s'ouvrent au ras du sol par de simples orifices à contours nets. Les fondatrices ne se livrent à aucun travail dans les nids qu'elles vont bientôt quitter. Elles les ouvrent simplement, à la fin du mois de mars. Les nids d'où sont issues les fondatrices ne sont pas entourés de déblais (fig. 4 e).

C) *Sortie des fondatrices.*

Les femelles fécondées quittent le nid natal, quand le temps est beau et chaud, à la fin de mars ou au début d'avril. La première sortie des fondatrices a eu lieu le 1^{er} avril en 1956, le 31 mars en 1959. Les fondatrices ne volent pas immédiatement. Elles demeurent longtemps à l'entrée du nid ou à très faible distance de celle-ci. Elles restent parfois immobiles, ou se déplacent lentement en marchant, grimpent sur les herbes, retournent au nid, en ressortent, se chauffent au soleil. Puis elles tentent de voler. Après quelques essais elles parviennent à s'élever dans les airs. Elles repèrent aussitôt leur nid natal, puis disparaissent au loin.

D) *Leur alimentation.*

Des dissections nous ont appris que les fondatrices se nourrissaient d'abord abondamment du nectar des fleurs. *La première activité des fondatrices qui quittent le nid natal est leur alimentation.* Elles demeurent sur les fleurs parfois pendant plusieurs heures. Puis elles reviennent à l'emplacement de leur nid d'origine.

E) *Retour à la bourgade.*

Pour les fondatrices qui se sont alimentées et qui reviennent à proximité du nid d'origine, le comportement est variable :

- certaines creusent immédiatement un nid nouveau ;
- d'autres rentrent au nid natal.

a) *Creusement d'un nid nouveau.* — Certaines fondatrices cherchent, dès leur première sortie, à creuser un nid nouveau. Elles explorent les environs de leur ancien nid, soit en marchant, soit en voletant ; elles contournent les moindres obstacles : cailloux, touffes d'herbe, s'insinuent sous les brindilles et les feuilles mortes. Certaines s'arrêtent un instant, commencent à creuser une cavité dans la terre, puis abandonnent leur travail et reprennent leur exploration. D'autres, qui entreprennent la construction d'un terrier, la mènent à bien. Leur corps disparaît bientôt entièrement dans la cavité qu'elles approfondissent peu à peu. Chacune de ces femelles, qui creuse un terrier pour son propre compte, abandonne alors définitivement son nid natal et s'attache à son nouveau nid.

Chaque fondatrice creuse son nid à partir de la surface du sol. Remarquons, à ce sujet, que, seules, les fondatrices creusent ainsi des nids nouveaux. Les femelles vierges des nids âgés d'un an et plus habitent le nid où elles sont nées et ne font qu'agrandir une construction préexistante.

L'heure la plus favorable au creusement des terriers se situe vers 18 heures, quand apparaît la fraîcheur du soir. Les Insectes qui, à cette heure, entreprennent de fonder un nid, mènent à bien leur travail. Tandis que les fondatrices qui survolent la bourgade au pic de la chaleur, soit entre 13 et 17 heures, sont sans cesse en mouvement. Elles creusent, à diverses reprises, des débuts de terriers qu'elles abandonnent presque aussitôt et se remettent à voler et à explorer les lieux.

b) *Retour au nid natal.* — D'autres fondatrices ne creusent pas pendant la journée. Elles retournent alors au nid natal. Celui-ci ne se vide donc pas brusquement, en une seule fois, à la suite d'une sortie massive des femelles fécondées, mais très progressivement. Ce retour au nid natal de certaines fondatrices nous a été confirmé par des expériences de marquage. Les fondatrices demeurent en commun, dans le nid où elles sont nées, jusqu'au jour où elles fondent, chacune, un nid nouveau. Alors, elles quittent définitivement leur nid d'origine. Le retour au nid natal est toujours suivi tôt ou tard du creusement d'un nid nouveau et de l'abandon de l'ancien. Des fondations de nouveaux nids ont été recensées pendant tout le mois d'avril 1956.

Le nombre de nids nouveaux, fondés en une seule journée, est variable. Il dépend du nombre total de nids contenant des fondatrices et de facteurs encore mal connus. Il tombe à 0 après plusieurs jours de sécheresse. Le durcissement de la couche superficielle de la terre doit en être la cause. C'est après une journée de pluie que nous avons noté la plus forte densité de nids nouveaux : 107 en un seul jour.

F) *Emplacement de la fondation.*

Chaque fondatrice creuse son propre nid au voisinage de son nid d'origine, le plus souvent sur un espace peu herbu, soit dans une anfractuosit   du terrain, soit    la base d'un caillou, ou sous une branche, une feuille morte. Les nids nouvellement fond  s sont d'autant plus denses qu'ils sont situ  s plus pr  s des nids abritant les fondatrices (fig. 6). Plus ils s'en   loignent, plus ils sont clairsem  s. Les zones    forte densit   se cr  ent ainsi par la surrection de nids nouveaux aux abords imm  diats d'un nid ancien. Si deux ou plusieurs nids   g  s se trouvent situ  s    proximit   l'un de l'autre, ou les uns des autres,

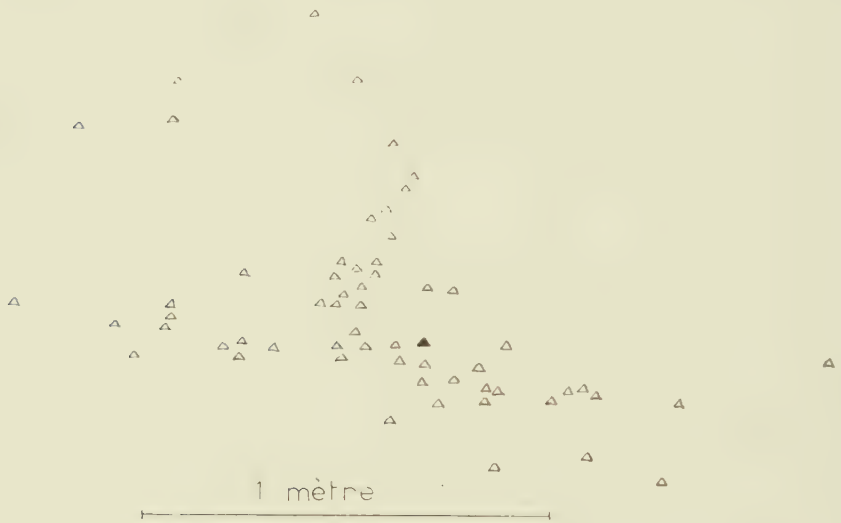


Fig. 6. — Sch  ma montrant la r  partition des nids r  cemment fond  s autour d'un nid de derni  re ann  e. Le triangle noir repr  sente un nid vieux, les triangles clairs figurent les nids nouveaux.

il se formera autour d'eux, lors de la sortie des fondatrices, une zone    tr  s forte densit   de nids.

Il arrive cependant que certaines femelles f  cond  es s'  loignent quelque peu de leur nid natal pour fonder leur propre nid. Chaque nid ainsi cr    se trouve d'abord isol   de l'ensemble des nids du m  me   ge. Puis, lorsqu'il a achev   sa croissance, il produit lui-m  me des fondatrices. Il devient alors le point de d  part d'une zone    forte densit   de nids. Ainsi se forment, dans une bourgade, des   lots    forte densit   de nids, s  par  s les uns des autres par des intervalles plus ou moins grands peu ou non peupl  s.

Supposons maintenant qu'une fondatrice s'  loigne consid  rablement de son nid d'origine et   tablisse son propre nid    une grande distance de celui-l  . Le nid ainsi cr    peut devenir le point de d  part d'une nouvelle bourgade. Nous avons d  couvert une semblable bourgade en formation, ne comptant encore que 3 nids,    pr  s de 2 kilom  tres de la grosse bourgade de Vilajou, au bord

d'un chemin coupant à angle droit celui qui mène à la bourgade principale. Les fondatrices qui s'éloignent ainsi notablement de leur lieu de naissance doivent être rares. Nous n'avons jamais pu découvrir d'autre bourgade en formation dans la région de Vilajou. Nous en avons pourtant exploré tous les chemins : ce sont les seuls endroits habitables pour des *Halictus* ; les autres emplacements, très pentus, sont entièrement boisés.

G) *Croissance de la bourgade : conséquence de la fondation.*

Une bourgade, en pleine prospérité, tend à envahir de plus en plus le terrain sur lequel elle s'est installée. Les nids qui disparaissent chaque année, c'est-à-dire ceux d'où sont issues les femelles fécondées, sont bien moins nombreux que ceux qui apparaissent par fondation nouvelle. Il en résulte une croissance de la bourgade que nous avons observée au cours de 3 années consécutives. La bourgade comptait 200 nids en 1954, 400 en 1955, plus de 1.000 en 1956.

H. *Capture. Agressivité.*

Les fondatrices qui n'ont pas encore creusé de nid tentent souvent de s'approprier un nid déjà construit : il n'est pas rare d'en voir une s'engager dans le conduit d'une fondation récente et s'en faire chasser par la propriétaire. Les fondatrices manifestent en effet, vis-à-vis de leurs congénères, une agressivité très nette. Des combats surviennent parfois à l'entrée des nids. Nous avons trouvé, le 3 avril 1956, à l'époque de la fondation des nids, deux jeunes femelles fécondées blessées : l'une, sur le dos, remuait à peine ; l'autre était paralysée des membres moyen et postérieur gauches. L'une et l'autre avaient dû recevoir une certaine dose de venin. Elles gisaient à proximité de fondations récentes.

I) *Structure du nid.*

Le nid creusé par une fondatrice (Pl. VIII, fig. 1) est simple, comparable à celui de n'importe quelle Abeille solitaire. Il comprend essentiellement un conduit et des cellules. Le conduit s'enfonce dans le sol à peu près verticalement jusqu'à une profondeur de 35 à 45 centimètres. Il se termine par un cul-de-sac. Les cellules, placées de part et d'autre de ce conduit, y débouchent directement. Les plus hautes sont situées à environ 30 centimètres de la surface du sol. Elles sont simplement creusées dans la terre argileuse. Leur paroi ne forme pas, comme c'est le cas chez certaines espèces du genre *Halictus*, une voûte maçonnée qui les isole de la terre environnante. Le schéma du nid est très primitif. Le nombre de cellules varie d'un nid à l'autre mais reste faible : il va de 2 à 6, le chiffre le plus fréquemment rencontré étant de 3. Il en résulte que les déblais de terre évacués par la fondatrice à l'extérieur du nid sont peu importants. Il ne s'érigent pas en une cheminée bien individualisée et tendent à s'effacer. Un nid récemment fondé se présente donc comme un orifice entouré de quelques déblais de terre non agencés en cheminée (Pl. II, fig. 1).

J) *Approvisionnement.*

La fondatrice, après avoir creusé son nid fig. 7 a), s'envole vers les fleurs et se nourrit abondamment de pollen. Puis elle récolte le pollen nécessaire

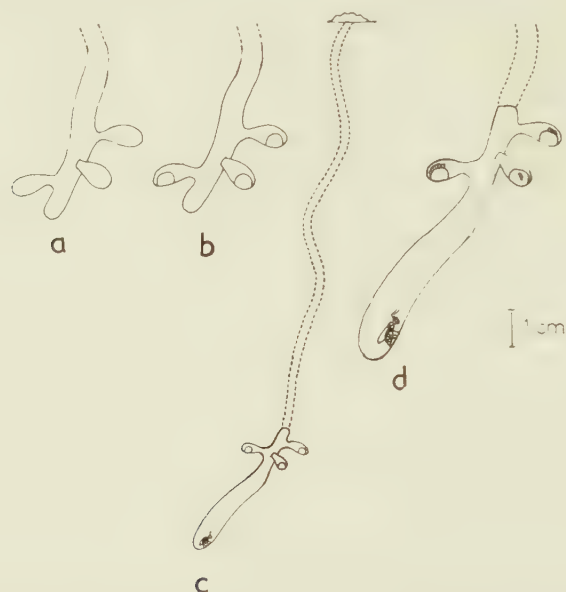


Fig. 7. — Stades successifs de l'évolution d'un nid de première année : a, creusement des cellules; b, approvisionnement en pains d'Abeille; c, fermeture du nid (le conduit en pointillé est comblé avec de la terre prélevée au fond du nid); d, pont (les cellules demeurent ouvertes après la ponte).

à l'alimentation de sa progéniture (cf. p. 349) : elle l'amasse dans chaque cellule et le pétrit en un pain d'Abeille humecté de miel. Chaque cellule reçoit un pain d'Abeille (fig. 7 b).

K) *Fermeture du nid.*

Quand l'approvisionnement du nid en pollen est terminé, c'est-à-dire vers le milieu du mois de mai, ou plus tôt si le printemps est précoce, la femelle fécondée bouche l'entrée de son nid avec de la terre qu'elle prélève au fond du conduit. Le nid n'est d'ailleurs pas bouché uniquement dans sa partie superficielle mais sur une très grande longueur : le conduit est complètement obstrué par de la terre fortement tassée depuis son sommet jusqu'à une distance de 1 centimètre environ au-dessus de la cellule la plus haut placée. Et nous savons que cette dernière se trouve à quelque 30 centimètres en dessous de la surface du sol. Le nid se trouve donc réduit à un court tronçon de conduit dans lequel débouchent quelques cellules garnies de pains d'Abeille, le tout étant totalement isolé de l'air ambiant par une épaisse couche de terre (fig. 7 c).

C'est dans cet espace restreint que la fondatrice passera l'été, l'automne et l'hiver. Le nid ne s'ouvrira qu'au printemps de l'année suivante.

Voyons ce qui se passe, à l'intérieur du nid, après sa fermeture. Au moment où la fondatrice bouche le conduit de son terrier, chaque cellule contient un pain d'Abeille. Aucun pain d'Abeille n'a reçu d'œuf. De plus, les ovaires de la fondatrice ne sont pas développés : on y distingue, à la loupe binoculaire, après coloration, quelques minuscules ovocytes et quelques cellules nourricières punctiformes fig. 8 *a*). A plus forte raison la fondatrice, lorsqu'elle approvisionne son nid en pollen, ne présente-t-elle aucun développement ovarien. C'est là un point qu'il est important de souligner. Chez les autres espèces du genre *Halictus*, la femelle fécondée, au moment où elle approvisionne son nid, présente des ovaires développés ou en voie de développement, portant, au moins, un œuf de grosse taille. Nous avons capturé et disséqué des fondatrices de diverses espèces du genre *Halictus*, en particulier de l'espèce *mala-*

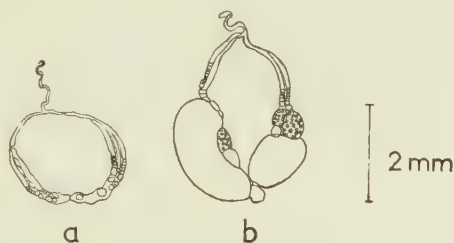


Fig. 8. — Ovaires d'une fondatrice : *a*, au moment de la fermeture du nid (mai), *b*, au moment de la ponte (juin).

churus, au moment où elles rentraient au nid avec leur charge de pollen : toutes montraient des ovaires développés. Chacune de ces fondatrices, dès qu'elle a confectionné un pain d'Abeille, y dépose immédiatement son œuf. La fondatrice de *Halictus marginatus* agit tout autrement : elle amasse les pains d'Abeille dans les différentes cellules sans les garnir aussitôt d'œufs. Ici *l'approvisionnement est massif et précède la ponte*. On ne peut donc dire en aucune façon que c'est le développement des ovaires qui déclenche le comportement nidificateur de l'Insecte. Car, au moment de la fermeture du nid, alors que le creusement et l'approvisionnement des cellules sont déjà effectués, les ovaires n'ont pas encore commencé leur développement. Il s'écoule, entre la fermeture du nid et le début de la ponte, une période d'environ 1 mois au cours de laquelle les ovaires de la fondatrice se développent (fig. 8 *b*). Ce long temps de latence est tout à fait exceptionnel.

L. Ponte.

La fondatrice ne pond pas tous ses œufs coup sur coup. La comparaison des âges respectifs de ses descendants nous indique que la cadence de ponte des différentes fondatrices est variable. A titre d'exemple, nous

donnerons ici quelques chiffres. Une première fondatrice a pondu 3 œufs en 22 jours :

6 jours se sont écoulés entre la ponte du 1^{er} et celle du 2^e œuf ;
16 jours se sont écoulés entre la ponte du 2^e et celle du 3^e œuf.

Une deuxième fondatrice a pondu 6 œufs en 15 jours :

2 jours se sont écoulés entre la ponte du 1^{er} et celle du 2^e œuf ;
2 jours se sont écoulés entre la ponte du 2^e et celle du 3^e œuf ;
4 jours se sont écoulés entre la ponte du 3^e et celle du 4^e œuf ;
5 jours se sont écoulés entre la ponte du 4^e et celle du 5^e œuf ;
2 jours se sont écoulés entre la ponte du 5^e et celle du 6^e œuf.

Une troisième fondatrice a pondu 4 œufs en 13 jours. Les larves d'un même nid de première année ont, au minimum, 2 à 3 jours de différence et souvent beaucoup plus.

La fondatrice, lorsqu'elle vient de déposer un œuf sur un pain d'Abeille, ne ferme jamais la cellule ainsi garnie (fig. 7 d) ; elle la laisse librement ouverte sur le conduit du nid, et cela pendant toute la durée du développement. Chez *Halictus marginatus* la fondatrice se trouve en communication constante avec son couvain. Nous ignorons tout des rapports éventuels pouvant exister entre la fondatrice et son couvain.

M) Développement du couvain (Pl. VI et VII).

Le développement du couvain, depuis l'œuf jusqu'à l'imago, semble particulièrement lent. Examinant successivement une série de nids pendant la durée de l'évolution du couvain, nous avons conclu que le développement embryonnaire et post-embryonnaire recouvrait environ deux mois : ceci représente un temps de développement nettement supérieur à celui des autres *Halictus*. En effet, chez *Halictus malachurus*, BONELLI (1951) a observé à Bologne trois couvains successifs suivis d'un quatrième, non étudié :

— le premier couvain, situé entre 4 et 6 centimètres de profondeur, s'est développé en 45 à 50 jours à une période encore peu chaude (mi-mars à fin avril) ;

— le deuxième couvain, situé à environ 15 centimètres de profondeur, s'est développé en un mois au maximum (mi-mai à mi-juin) ;

— le troisième couvain, situé à environ 30 centimètres de profondeur, s'est développé également en un mois (mi-juin à mi-juillet).

Ce troisième couvain de *Halictus malachurus* commence donc son développement en même temps que le couvain de *Halictus marginatus* et l'achève en une durée moitié moindre. Mais le climat de Bologne étant certainement plus chaud que celui du Périgord, ce serait plutôt le deuxième couvain de *Halictus malachurus* qui aurait subi des conditions comparables à celles de nos *marginatus*. Une différence subsiste cependant : le couvain de *Halictus malachurus*, situé à faible profondeur, est soumis partiellement aux variations thermiques nycthémérales auxquelles échappe celui de *Halictus marginatus*. Mais on ne

peut attribuer hâtivement la durée du développement de *Halictus marginatus* à la constance thermique de son milieu.

Nous n'avons pu réussir à élever un même Insecte depuis le stade œuf jusqu'à l'éclosion imaginale. La conservation du pollen pose, en effet, des problèmes que nous n'avons pu résoudre. Par contre, dès que la ration de nourriture a été dévorée, il devient aisé de suivre le développement de la grosse larve en Insecte parfait.

Les résultats donnés ci-dessous n'ont aucune valeur absolue. Ils peuvent seulement donner des renseignements sur la longueur relative des divers stades les uns par rapport aux autres. L'élevage a, en effet, été effectué à la température du laboratoire, soit entre 20° et 25° C, ce qui représente une température nettement supérieure à celle existant dans les cellules souterraines. Celle-ci est, en effet, comprise entre 17° et 21° C (cf. p. 343).

	30 juin	larve adulte déféquant (1)
	1 ^{er} juillet	»
4-5 jours	2 »	»
	3 »	continue à déféquer, blanchit
	4 »	»
	5 »	se transforme en prénymph
	6 »	prénymph
	7 »	»
6-7 jours	8 »	»
	9 »	»
	10 »	»
	11 »	»
	12 »	»
	13 »	se transforme en nymphe
	14 »	nymphe ♀ blanche, yeux blancs
	15 »	»
	16 »	»
	17 »	»
	18 »	les yeux se pigmentent
	19 »	yeux marron clair
	20 »	»
	21 »	yeux marron foncé
	22 »	»
21 jours	23 »	yeux noirs
	24 »	»
	25 »	»
	26 »	»
	27 »	»
	28 »	»
	29 »	le thorax se pigmente
	30 »	»
	31 »	tête, thorax et abdomen un peu pigmentés
	1 ^{er} août	tête, thorax et abdomen complètement pigmentés
	2 »	nymphe toute noire, mobile
	3 »	nymphe toute noire, très mobile
	4 »	éclosion imaginale.

Entre 20° et 25°, il faut 35 jours pour qu'une larve adulte, qui a commencé à déféquer, se transforme en imago. A cette température, le stade nymphal dure 21 jours.

(1) Les résidus de pollen sont retenus dans le mésentéron jusqu'au moment de sa jonction avec le proctodæum. Ils sont alors évacués.

N) *Éclosion imaginale.*

Les œufs pondus par la fondatrice, en cette première année, donnent tous naissance à des femelles. Ces femelles, pondues au mois de juin, atteignent l'état imaginal en août. Elles ne sortent pas l'année de leur naissance : elles restent dans leurs cellules natales où elles passent l'hiver, en compagnie de leur mère. Elles ne se nourrissent pas avant le repos hivernal. Elles possèdent une abondante réserve de corps gras. Rappelons que le nid dans lequel éclosent ces femelles-filles a été bouché par leur mère, à la fin de l'approvisionnement et se trouve isolé de l'air ambiant par une épaisse couche de terre. *Ces femelles-filles demeurent vierges.* Leur mère, la fondatrice, est seule fécondée. Elle hivernera pour la deuxième fois depuis son éclosion : mais alors qu'elle avait passé l'hiver précédent dans son nid natal, en compagnie de ses sœurs, elle passera son deuxième hiver dans le nid qu'elle a fondé elle-même et en compagnie de ses filles.

Le nombre de femelles-filles produites par une fondatrice est faible. Il varie légèrement d'un nid à l'autre. Nous avons déterré 11 nids nouvellement fondés et examiné leur population. Nous avons ainsi dénombré :

2, 3, 3, 3, 3, 3, 3, 4, 4, 4 et 6 femelles.

CONCLUSION

Le mode de fondation de *Halictus marginatus* est donc de type banal et ressemble, à première vue, à celui de n'importe quelle Abeille solitaire. Une femelle fécondée unique construit un nid de structure simple comportant quelques cellules dans lesquelles elle emmagasine du pollen et du miel et dépose ses œufs. Cependant, certaines de ses particularités biologiques éloignent cet *Halictus* non seulement des espèces solitaires mais encore des quelques espèces sociales actuellement connues. Nous les examinerons ici.

A) *La fondatrice creuse toutes ses cellules avant de les approvisionner en pollen.* — Le cas général est, dans le genre *Halictus*, que chaque cellule soit construite quand la précédente a été approvisionnée en pollen et a reçu un œuf.

B) *La fondatrice approvisionne toutes ses cellules avant de commencer à pondre.* — Généralement, les œufs sont déposés sur les pains d'Abeille au fur et à mesure de leur formation.

C, *Les cellules contenant le couvain ne sont jamais bouchées : elles restent librement ouvertes sur le conduit du nid.* — Chez les autres espèces du genre *Halictus*, la cellule qui a reçu l'œuf est aussitôt fermée par un bouchon de terre. Le développement larvaire se poursuit dans une cellule close. C'est l'Insecte fraîchement éclos qui ouvre sa cellule. Le cas de *Halictus malachurus* est particulier : LEGEWIE (1922) signale que les cellules contenant le couvain demeurent ouvertes; STÖCKHERT (1923) au contraire, affirme que, dans cette espèce, les cellules sont fermées après la ponte : « Chez aucune espèce de *Halictus* je n'ai trouvé de cellule ouverte contenant des œufs ou des larves. » BONELLI (1948) ne donne raison ni à LEGEWIE ni à STÖCKHERT : « Cer-

taines fois elles [les cellules] apparaissent fermées avec du sable, d'autres fois elles restent ouvertes. » Nous avons eu l'occasion de déterrer nous-même, au mois de mai, deux nids de *Halictus malachurus*. Le premier contenait 2 cellules renfermant des larves : ces deux cellules étaient ouvertes. Le second contenait 3 cellules : l'une d'entre elles, renfermant une prénymphe, était fermée; les deux autres, qui contenaient, l'une, une prénymphe, l'autre, une grosse larve parasitée par une larve de Diptère, étaient demeurées ouvertes. A l'appui des observations de BONELLI, il nous apparait donc que les cellules à couvain de *Halictus malachurus* sont, suivant les cas, ouvertes ou fermées. Le déterminisme d'un tel phénomène est inconnu.

Chez *Halictus marginatus*, les cellules demeurent toujours ouvertes. Il semble que le contact permanent entre fondatrice et couvain, qui se trouve assuré par l'ouverture constante des cellules, constitue un fait très important dans l'établissement de la vie en société.

Tout ce qui précède peut être résumé de la sorte. Le comportement d'un *Halictus* se décompose en un certain nombre d'activités : activité de creusement, activité d'approvisionnement, activité de ponte. Chez *Halictus marginatus*, ces activités se succèdent à l'échelle du nid tout entier, de sorte qu'une activité prend fin avant qu'apparaisse la suivante :

{ creusement de toutes les cellules
 puis
 approvisionnement de toutes les cellules
 puis
 ponte dans toutes les cellules

(toutes les cellules demeurent ouvertes).

Chez les autres espèces, au contraire, ces activités se succèdent à l'échelle de la cellule et se déroulent dans le même ordre pour chaque cellule :

{ creusement de la cellule n° 1
 puis
 approvisionnement de la cellule n° 1
 puis
 ponte dans la cellule n° 1
 puis
 fermeture de la cellule n° 1
 puis
 creusement de la cellule n° 2
 puis
 approvisionnement de la cellule n° 2
 puis
 ponte dans la cellule n° 2
 puis
 fermeture de la cellule n° 2
 puis
 creusement de la cellule n° 3
 etc.

Remarque 1. — Nous avons observé de très près cette succession des activités à l'échelle de la cellule chez *Halictus scabiosæ* Rossi. Il se peut toutefois que certaines espèces creusent plusieurs cellules avant de commencer à amasser du pollen dans la première. Mais la succession approvisionnement-ponte-fermeture semble pratiquement constante.

Remarque 2. — Etant donné que la succession des activités creusement, approvisionnement et ponte se produit, chez *Halictus marginatus*, à l'échelle du nid, nous ne devons pas nous étonner de voir les cellules rester ouvertes. La ponte, en effet, s'étale sur plusieurs jours : jusqu'à 3 semaines dans le cas des nids de première année. Si la fermeture des nids se produisait à la fin de l'activité de ponte, le couvain se trouverait enfermé à des stades divers (à moins que la fermeture de chaque cellule n'ait lieu exactement au même rythme que la ponte) et, de toute façon, à des stades avancés : les œufs pondus les premiers auraient eu le temps de se transformer en larves adultes ou en prénymphe.

Remarque 3. — GROZDANIC (1956) a, lui aussi, été frappé par le comportement particulier de *Halictus marginatus* : « Chez d'autres espèces de la famille des *Halictus*, la femelle construit peu à peu les cellules de son nid. Dès qu'elle en a construit une, elle l'approvisionne en pollen, y pond un œuf et la ferme. Cependant les femelles de *Halictus marginatus* montrent, à ce point de vue, un comportement tout à fait différent. Elles construisent d'abord un nid en forme de labyrinthe, avec un très grand nombre de cellules (1) qu'elles approvisionnent en pollen, mais elles n'y pondent pas immédiatement et ne les ferment pas. »

D) *La première ponte, unique dans une année, de la fondatrice, ne donne naissance qu'à des femelles.* — La fondatrice pond ses œufs au mois de juin, passe l'hiver avec ses filles et ne pondra une deuxième série d'œufs qu'un an plus tard : *Halictus marginatus* est une espèce à génération annuelle unique. Rappelons que tous les autres *Halictus* à génération annuelle unique ont une biologie de solitaires puisque, leur cycle complet étant annuel, ils produisent à la fois des mâles et des femelles. Tous les œufs pondus la première année par la fondatrice de *Halictus marginatus* donnent naissance à des femelles. Nous avons examiné 11 nids de première année et n'avons jamais observé d'exception à cette règle.

E) *Les femelles-filles, issues de la première ponte de la fondatrice, demeurent vierges et passent l'hiver au repos.* — Ces femelles-filles, qui atteignent l'état parfait à partir du mois d'août, n'entrent pas en activité l'année de leur naissance. Elles ne commencent à travailler qu'au printemps suivant l'année de leur apparition. Ces femelles, qui demeurent vierges, ont la valeur d'*ouvrières* fonctionnelles. Le repos hivernal de femelles vierges, après leur éclosion, est un phénomène inconnu chez les Apides et les Vespides. Seules les femelles fécondées, futures fondatrices, passent ainsi l'hiver au repos.

(1) Il s'agit, dans ce cas, d'un nid âgé de plusieurs années.

F) *La fondatrice ne meurt pas, à la fin de l'été, après avoir donné naissance aux ouvrières : le nid qu'elle a fondé devient le nid permanent d'une société dont elle est la reine et qui va croître au cours des années à venir.*

II. — NID DE DEUXIÈME ANNÉE

La fondatrice et ses filles, au nombre de 2 à 6, hivernent en commun dans le nid natal. Nous attirons l'attention sur le fait que les ouvrières ne se nourrissent pas avant le repos hivernal. Des dissections nous l'ont montré. Il ne reste d'ailleurs dans le nid, au moment de l'éclosion imaginale, aucune trace de nourriture.

Fondatrice et ouvrières s'éveillent vers la fin du mois de mars. Les ouvrières percent tout d'abord un conduit qui les met en communication avec l'extérieur. Puis elles creusent de nouvelles cellules et évacuent, par le conduit, la terre résultant de l'excavation de ces cellules. C'est ainsi que les nids semblent « sortir de terre ». Ils apparaissent à la surface du sol, sous forme de monticules, avant qu'aucune femelle n'ait été aperçue au dehors. Ils ne sont pas, comme les nids de première année, creusés *de novo* à partir de l'extérieur, mais résultent de l'agrandissement d'une construction préexistante.

Au moment où les femelles filles percent le conduit qui les relie à l'extérieur, il ne reste plus trace de l'ancien conduit qui a été comblé, plus de dix mois auparavant, à la fin de l'approvisionnement précédent. Le nouveau conduit peut alors avoir un parcours légèrement différent de l'ancien. Nous avons marqué, l'année de leur apparition, les nouveaux nids, au moyen d'étiquettes d'aluminium numérotées maintenues en place par des pitons, et observé que les mêmes nids pouvaient surgir à nouveau, l'année suivante, à quelque distance de leur ancienne place : dans un rayon de 5 centimètres. Sur les emplacements où les nids sont très denses, ce décalage peut rendre difficile l'identification de chaque nid.

Le nid de deuxième année, comme celui de première année, est constitué d'un conduit dans lequel débouchent des cellules. Ces cellules sont plus nombreuses que l'année précédente et se serrent le long et autour du conduit : chaque femelle-fille creuse, comme sa mère l'année précédente, quelques cellules nouvelles. Les déblais de terre qui correspondent au creusement de ces cellules surpassent, par leur volume, ceux qui ont été sortis du même nid un an auparavant. Par le procédé que nous avons indiqué au chapitre II, une cheminée, courte mais déjà caractéristique, se dessine peu à peu à l'entrée de chaque nid.

Les femelles-filles, après les travaux de creusement, s'envolent, se nourrissent puis récoltent le pollen. Le comportement de chacune d'entre elles, à cette époque de l'année, peut être comparé à celui de sa mère, l'année précédente : comme celle-ci, chaque femelle-fille, qui a passé au repos l'hiver suivant son éclosion, creuse au printemps plusieurs cellules qu'elle approvisionne ensuite en pollen. La principale différence réside dans le fait que la

fondatrice quitte son nid natal et construit un nid pour son propre compte tandis que chaque femelle-fille demeure dans le nid où elle est née et l'agrandit seulement. Mais si l'on compare, la même année, le comportement d'une femelle-fille à celui de sa mère, des différences apparaissent. La femelle-fille, en effet, a pour tâche d'aménager le nid, de creuser des cellules et d'en assurer l'approvisionnement. Ses ovaires restent dans un état tout à fait rudimentaire et ne se développent pas (fig. 9 *b, c, d*). C'est fonctionnellement une ouvrière. La fondatrice, au contraire, qui, l'année précédente, a creusé elle-même et approvisionné son nid en pollen, *se spécialise dans la ponte*. Elle ne prend part, au printemps, ni aux travaux de réfection et d'agrandissement du nid, ni à la récolte du pollen. Elle devient la reine du nid.

A la fin de l'approvisionnement, comme c'est le cas dans un nid de première année, le nid se ferme. Ce sont les ouvrières qui accumulent de la terre dans la partie supérieure du conduit. Chaque cellule contient alors un pain



Fig. 9. — Ovaires des femelles d'un nid de deuxième année à l'époque de la ponte : *a*, ovaires de la reine ; *b, c, d*, ovaires de ses trois filles ou ouvrières.

d'Abeille et reste librement ouverte sur le conduit du nid. Les ovaires de la reine sont à l'état de repos au moment de la fermeture du nid. Ils commencent alors à se développer et ce n'est que près d'un mois plus tard que débutera la ponte (fig. 9 *a*). La reine dépose un œuf sur chacun des pains d'Abeille préparés par les ouvrières. La cadence de ponte augmente par rapport à l'année précédente car la durée totale de la ponte ne s'allonge pas. Nous prendrons pour exemple un nid de deuxième année déterré le 25 juillet 1957. Ce nid contenait 1 reine, une seule ouvrière (sans doute s'en trouvait-il au moins une autre au printemps) et 9 nymphes femelles : la plus âgée était une nymphe blanche aux yeux noirs, la plus jeune une nymphe blanche aux yeux à peine pigmentés. La reine a pondu 9 œufs en 12 jours environ, soit, en moyenne, presque 1 œuf par jour. Le développement du couvain dure, nous l'avons vu, environ 2 mois.

De cette deuxième ponte de la reine n'éclosent, au mois d'août, que des femelles. Ces femelles-filles restent dans leurs cellules d'éclosion où elles passent l'hiver, en compagnie de leur mère, seule femelle fécondée du nid. Elles demeurent vierges. La reine hivernera donc pour la troisième fois ; ses filles,

issues de sa deuxième ponte, passeront au repos leur premier hiver. Les ouvrières issues de la première ponte de la reine, qui sont écloses l'été précédent, meurent au cours de l'été. Elles vivent une année entière, parfois un peu moins, parfois un peu plus. Un nid de deuxième année, comme d'ailleurs un nid plus âgé, renferme, au moment de l'éclosion imaginale du couvain (août), 3 sortes d'imagos d'âges différents :

A) une reine âgée de 2 ans ;

B) des ouvrières âgées de 1 an, issues de la première ponte de la reine (certaines sont déjà mortes, les autres ne tarderont guère à mourir) ;

C) des ouvrières nouvellement écloses issues de la deuxième ponte de la reine.

Les ouvrières de ces deux dernières catégories sont très aisément reconnaissables :

a) à l'œil nu, par la couleur et surtout le degré d'usure de leurs ailes ;

b) à la dissection, par la présence d'un très abondant corps gras chez les nouveaux imagos.

Comme c'est le cas pour le nid de première année, le nid de deuxième année, bouché à la fin de l'approvisionnement, c'est-à-dire au mois de mai, ne s'ouvrira de nouveau qu'au printemps suivant.

Les nids de deuxième année, dont nous avons examiné la population, contenaient respectivement, en plus de la reine :

6, 8, 9, 10, 12 et 17 femelles.

Certaines particularités, propres au nid de deuxième année, méritent d'être soulignées :

A) *Pérennité des nids*. — Le nid de deuxième année résulte de l'agrandissement d'un nid fondé l'année précédente. Les nids sont donc pérennes.

B) *Multiplicité des femelles dans les nids au printemps*. — La fondatrice n'est plus la seule propriétaire du nid mais cohabite avec ses filles.

C) *Différenciation d'une caste d'ouvrières*. — La fondatrice qui, l'année précédente, cumulait les fonctions d'ouvrière et de pondreuse, devient uniquement pondreuse. Ses filles, demeurées vierges, sont les ouvrières du nid ; leurs ovaires ne se développent pas.

D) *Période de latence entre approvisionnement et ponte*. — Un mois entier s'écoule entre la fermeture des nids et le début de la ponte. C'est au cours de ce mois que se développent les ovaires de la fondatrice.

E) *Nouvelle production de femelles par la fondatrice*. — La deuxième ponte de la fondatrice, comme la première, ne donne naissance qu'à des femelles. Ces femelles-filles hivernent dans leurs cellules natales et n'entreprendront en activité qu'au printemps suivant l'année de leur apparition. Elles demeurent vierges : ce sont les futures ouvrières du nid de troisième année.

Le tableau suivant résumera le cycle du nid de deuxième année.

Nid ouvert		25 mars	Apparition d'un monticule : travaux d'aménagement, d'agrandissement du nid par 2 à 6 ouvrières.
		1 ^{er} avril	
			Sortie des ouvrières ; vols d'orientation ; alimentation.
		10 avril	
			Approvisionnement du nid en pollen par les ouvrières.
Nid fermé	développement du couvain	10 mai	
			Période de latence entre approvisionnement par les ouvrières et ponte par la reine ; développement des ovaires de la reine.
		10 juin	
			Ponte de la reine.
		juillet	
		août	Éclosion des adultes, tous femelles.
		septembre	
		octobre	
		novembre	
		décembre	Repos hivernal des ouvrières nouvellement écloses dans leur nid natal en compagnie de leur mère, la fondatrice.
		janvier	
		février	
		25 mars	

III. — NID DE TROISIÈME ANNÉE

La fondatrice et ses filles, au nombre de 6 à 17, hivernent en commun dans le nid natal. Tout se passe exactement comme dans le cas du nid de deuxième année. Les ouvrières étant plus nombreuses, les cellules nouvelles se multiplient. Le nid s'approfondit : son extrémité inférieure peut atteindre 60 centimètres au-dessous de la surface du sol. Des galeries secondaires communiquant avec le conduit principal s'édifient et le long de ces galeries se creusent de nouvelles cellules. En même temps, la cheminée de terre qui prolonge au dehors l'entrée du nid croît en hauteur (Pl. II, fig. 2).

Les ouvrières, après avoir construit de nouvelles cellules, les approvisionnent en pollen. Puis, le nid se ferme. Un mois plus tard commence la ponte. Les ovaires de la reine s'accroissent en longueur, les ovarioles se replient à leur extrémité supérieure en une boucle et portent de nombreux ovocytes.

La reine pond ses œufs à une cadence accélérée par rapport à l'année précédente. La durée totale de la ponte, en effet, ne dépasse pas un mois. Les œufs donnent tous naissance à des femelles qui restent dans leurs cellules natales ou elles passent l'hiver en compagnie de leur mère, la fondatrice. Le nid fermé dès la fin de l'approvisionnement ne s'ouvrira qu'au printemps suivant.

Dans le cas du nid de troisième année, comme dans celui du nid de deuxième année, les femelles-filles demeurent vierges et ne présentent aucun développement ovarien. La reine a des ovaires développés. Elle est la seule pondeuse du nid. Cette reine passera au repos un quatrième hiver en compagnie des filles issues de sa troisième ponte.

Les nids de troisième année, dont nous avons examiné la population, contenaient respectivement, en plus de la reine :

15, 25, 31, 39 et 39 femelles.

IV. — NID DE QUATRIÈME ANNÉE

La fondatrice et ses filles, au nombre de 15 à 39, hivernent en commun dans le nid natal. Tout se passe exactement comme dans le cas du nid de troisième année. Les ouvrières étant plus nombreuses, les cellules se multiplient (Pl. VIII, fig. 2 et Pl. IX). Corrélativement, la hauteur de la cheminée, qui prolonge au dehors l'entrée du nid, s'accroît (Pl. II, fig. 3).

Approvisionnement en pollen et fermeture du nid par les ouvrières puis, un mois plus tard, ponte par la reine, se succèdent comme l'année précédente. Les ovaires de la reine s'accroissent de plus en plus. Les œufs pondus par la reine en un mois donnent tous naissance à des femelles qui restent dans leurs cellules natales où elles passeront l'hiver en compagnie de leur mère, la fondatrice. Dans le cas du nid de quatrième année, comme dans celui du nid de troisième année, les ouvrières, qui demeurent vierges, ne présentent aucun développement ovarien. La reine a des ovaires développés. C'est la seule pondeuse du nid. Elle passera au repos un cinquième hiver, en compagnie des ouvrières issues de sa quatrième ponte.

Les nids de quatrième année, dont nous avons examiné la population, contenaient respectivement, en plus de la reine :

50, 58, 81, 104, 108, 111, 130 femelles.

Le maximum de femelles obtenu au cours de nos déterrages dans le cas d'un nid d'avant-dernière année est donc de 130.

V. — NID DE DERNIÈRE ANNÉE

C'est ainsi que, d'année en année, le nid croît et, avec lui, sa population. Il abrite une femelle fécondée et un nombre d'ouvrières chaque année plus important. Dans un nid parvenu au terme de sa croissance, les cellules sont

serrées les unes contre les autres ; elles sont situées à différentes hauteurs, dans des plans presque horizontaux, et disposées tout autour du conduit principal et des galeries secondaires. Le nid comprend alors un conduit unique

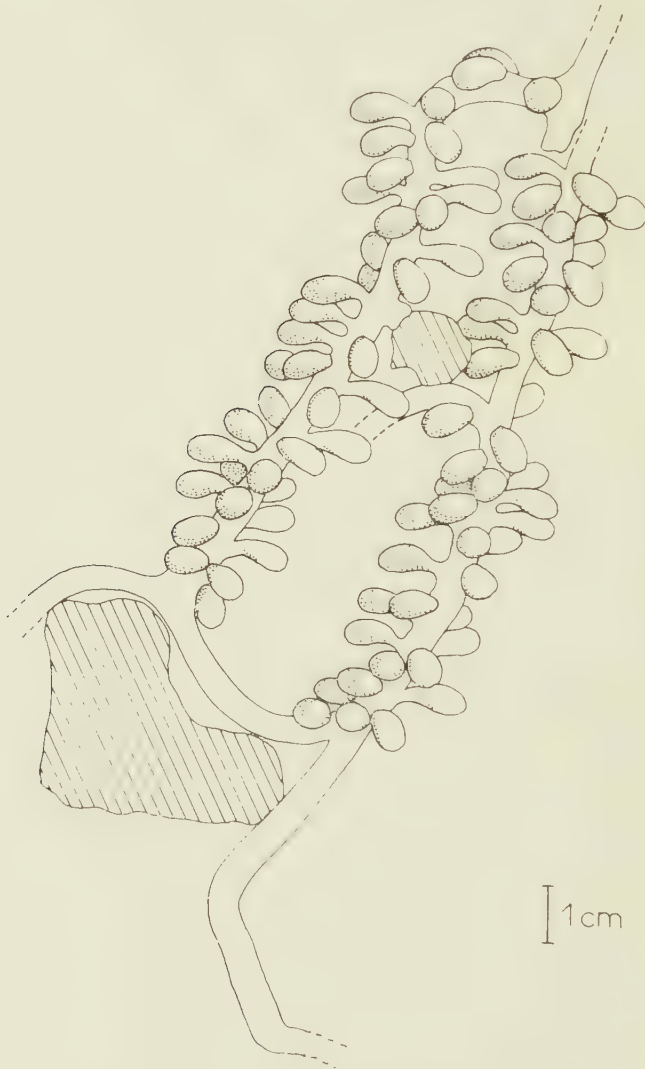


Fig. 10. — Nid de dernière année.
Schéma indiquant la disposition des cellules autour des conduits.

qui se ramifie, à 25 centimètres de profondeur environ, en plusieurs galeries secondaires qui communiquent entre elles, formant un réseau inextricable le long duquel se tassent les cellules (fig. 10).

Il est difficile de dater exactement un nid par le dénombrement de sa popu-

lation. Deux nids de même âge peuvent abriter des populations très différentes; deux nids d'âge différent peuvent abriter un même nombre de femelles et paraître contemporains. Il arrive enfin qu'un nid d'un an plus jeune qu'un autre soit plus peuplé que ce dernier. Pour avoir une certitude, quant à l'âge d'un nid, il faut le marquer lors de sa fondation et suivre son évolution d'année en année. Nous n'avons pu suivre ainsi un même nid depuis sa naissance jusqu'à son terme, c'est pourquoi nous ne pouvons avoir de certitude absolue quant à l'âge d'un nid de dernière année. Ce que nous savons, de façon certaine, c'est qu'un nid de dernière année est âgé d'au moins 5 ans. Toutefois nous ignorons si cette durée de vie de 5 années est absolument constante ou si elle varie suivant les nids ou les circonstances. Dans le doute, nous parlerons de nid de dernière année ou de nid vieux et non de nid de 5 ans.

Le nid de dernière année, comme les nids plus jeunes, s'ouvre au printemps. Les ouvrières qui le peuplent sont très nombreuses : de 50 à 130. Au moment de l'approvisionnement, leurs allées et venues continuelles contribuent à donner au nid l'aspect d'une ruche en pleine activité. L'approvisionnement dure un peu plus longtemps que dans le cas d'un nid plus jeune. On peut dire, en gros, que les nids vieux sont les premiers ouverts et les derniers fermés. Tout se présente donc, au printemps, comme précédemment, à cette différence près que le nid est plus important et plus peuplé. A la fin de l'approvisionnement, les nids se ferment. L'été se passe dans le calme. A partir du mois de septembre les nids vieux s'ouvrent : des mâles s'en échappent. Ils tourbillonnent au-dessus de la bourgade. Ils restent parfois longtemps immobiles, posés sur le chemin, au soleil. Puis ils s'éloignent, se nourrissent du nectar des fleurs : plusieurs ont été surpris alors qu'ils s'alimentaient sur des Composées. Les mâles sont très nombreux dans chaque nid. Ils explorent, en voletant et en marchant, les environs du nid où ils sont nés. Ils visitent les moindres cavités. C'est ainsi qu'ils descendent dans les autres nids ouverts à la même saison. Puis ils retournent dans leur nid d'origine.

Les nids d'où s'échappent les mâles s'ouvrent à l'extérieur par de simples petits trous non entourés de déblais qui sont souvent difficiles à percevoir. Les nids qui produisent ainsi des mâles à l'automne sont ceux qui, au printemps, sont prolongés au dehors par les cheminées les plus élevées. Il arrive, mais ce n'est pas le cas le plus fréquent, que quelque vestige de cheminée subsiste jusqu'à l'automne. L'orifice de sortie des mâles apparaît alors au pied de cette ruine ou à très faible distance de sa base (Pl. V). Dans le cas le plus général, rien ne subsiste des grosses cheminées de printemps. Seule une tache plus claire sur le sol indique la présence d'un ancien nid. Car la terre accumulée à l'entrée de chaque nid au moment du creusement des cellules appartient à la couche profonde constituée d'un sable argileux rouge vif.

Contrairement aux nids plus jeunes, les nids de dernière année s'ouvrent donc à deux reprises dans une même année :

- *au printemps*, quand les ouvrières récoltent le pollen ;
- *à l'automne*, quand les mâles s'en échappent.

Ces deux périodes d'activité sont bien tranchées, séparées par quatre mois de repos. Au printemps, on ne voit voler que des femelles, à l'automne, que des mâles.

La durée de vie d'un mâle est courte. Il semble qu'elle ne dépasse guère un mois. Les mâles volent en septembre et octobre. Quelques-uns sont encore visibles jusqu'au 15 novembre, par les chaudes journées d'arrière-saison. Puis, quand arrive l'hiver, la bourgade rentre dans le calme et le silence.

Les nids de dernière année ne produisent pas seulement des mâles mais des mâles et des femelles. Seuls les mâles s'échappent des nids à l'automne. Les femelles nouvellement écloses demeurent dans leurs nids d'origine. Ces femelles reçoivent à domicile la visite des mâles issus des différents nids ouverts. *La fécondation a lieu à l'intérieur des nids*, pendant les mois de septembre et d'octobre. Les mâles qui pénètrent dans les nids ouverts fécondent les femelles écloses dans ces nids. On observe, dans certains nids vieux, de continuelles allées et venues de mâles. Seuls les nids ouverts à l'automne, c'est-à-dire les nids de dernière année, reçoivent ainsi la visite des mâles. Les nids plus jeunes sont hermétiquement bouchés au moment de la sortie des mâles. Les femelles d'un même nid, une fois fécondées, passent l'hiver en commun dans leurs cellules d'origine. Elles ne se disperseront qu'au printemps de l'année qui suit leur éclosion : chacune d'entre elles est alors à l'origine d'un nouveau nid.

Voici quelques chiffres indiquant le nombre total de descendants des deux sexes dénombrés dans divers nids de dernière année :

199, 206, 225, 315, 319, 411.

Nous reviendrons, au chapitre VI, sur la production des mâles et des femelles dans les nids vieux et examinerons la proportion relative des mâles et des femelles dans un même nid.

Nous résumerons les caractéristiques essentielles des nids de dernière année.

A) Un nid de *Halictus marginatus* n'atteint sa maturité qu'au bout de plusieurs années : vraisemblablement 5 années. Avant de parvenir à cet état final, marqué par la production simultanée de mâles et de femelles, il se développe au cours des ans grâce à plusieurs séries successives d'ouvrières.

B) Seuls les nids de dernière année produisent, à la fois, des mâles et des femelles.

C) Seuls les nids de dernière année s'ouvrent à deux reprises dans une même année : au printemps, lors de la sortie des femelles, à l'automne, lors de la sortie des mâles.

D) La fécondation des femelles a lieu à l'intérieur des nids. Or, dans le genre *Halictus*, la fécondation se produit généralement hors du nid, soit à proximité de l'entrée, soit, le plus souvent, sur les fleurs où vont butiner les jeunes femelles nouvellement écloses. Cependant, FABRE (1879-1880, 1903) signale que la fécondation des femelles de l'espèce *cylindricus* (= *calceatus*

a lieu dans les terriers. Il n'a pas assisté à l'accouplement de *Halictus malachurus* mais il pense que dans cette espèce, comme dans la précédente, la fécondation se produit à l'intérieur des nids. LEGEWIE (1922) indique que l'accouplement de *Halictus malachurus* a lieu dans le nid. Ces faits ont été contredits par la suite : PÉREZ (1895) assiste, en août, à l'accouplement de *Halictus cylindricus* (= *calceatus*) ; STÖCKHERT observe la fécondation des jeunes femelles de *Halictus malachurus* au sol, à proximité de leur nid, dès leur première sortie qu'il qualifie de « vol nuptial ». « D'après mes observations, ajoute cet auteur, la pariaade a toujours lieu à l'air libre et jamais dans le nid. » Dans les diverses espèces du genre *Halictus*, les jeunes femelles quittent le nid peu de temps après leur éclosion et se nourrissent sur les fleurs avant de passer l'hiver soit dans leur nid, soit dans un abri quelconque. C'est au cours de ces sorties qu'elles sont fécondées. Au contraire les futures fondatrices de *Halictus marginatus* ne quittent pas le nid natal sitôt écloses. Pas plus que les ouvrières produites au cours des années précédentes elles ne s'alimentent avant de passer l'hiver. Mais, leurs nids étant ouverts, elles reçoivent, à domicile, la visite des mâles. *Halictus marginatus* représente actuellement la seule espèce du genre *Halictus* pour laquelle la fécondation ait lieu à l'intérieur des nids.

E) Les mâles meurent tous avant l'hiver. Les femelles subsistent seules. Les femelles écloses et fécondées dans un même nid passent l'hiver en commun et ne se dispersent qu'au printemps. Chaque femelle fécondée est la fondatrice d'un nid nouveau.

Remarque concernant les ouvrières. — Les ouvrières, qu'elles appartiennent à des nids de deuxième, troisième, quatrième ou cinquième année, travaillent au printemps et meurent en été ou en automne. Leur longévité est, nous l'avons vu, d'environ un an. Pour certaines, la durée de vie est plus courte, pour d'autres, plus rares, un peu plus longue. Que leur mort survienne en été ou en automne, *les ouvrières meurent toutes dans le nid natal*. En effet, mis à part le cas particulier du nid de dernière année, chaque nid demeure fermé pendant l'été, l'automne et l'hiver. Les cadavres des ouvrières ne peuvent donc être évacués à l'extérieur. On les retrouve, le plus souvent, sous chaque nid, en deçà du cul-de-sac terminal que forme l'extrémité inférieure du conduit principal. Ils sont mélangés à la terre ferme et tous groupés au même endroit. Ils arrivent à être très nombreux dans un nid âgé. Les pièces les plus fortement chitinisées (tête, thorax) se conservent le plus longtemps. Un semblable « cimetière » se retrouve sous chaque nid de *Halictus marginatus*.

Le tableau de la page suivante résume le cycle du nid de dernière année.

Le cycle biologique complet de Halictus marginatus est, en fait, celui d'une espèce sociale. Chaque nid abrite une société qui débute par une reine seule, se développe grâce à plusieurs productions successives d'ouvrières, meurt lorsqu'apparaissent les femelles qui, fécondées à l'automne par les mâles éclos en même temps qu'elles, sont à l'origine de nouvelles sociétés et assurent la dispersion de l'espèce.

La société de Halictus marginatus est toujours monogyne.

Nid ouvert = 1 ^{re} ouver- ture		25 mars	Apparition d'un gros tumulus : travaux d'agrandissement et d'aménagement du nid par 50 à 130 ouvrières.
		1 ^{er} avril	Sortie des ouvrières; vols d'orientation; alimentation.
		5 avril	Approvisionnement du nid en pollen par les ouvrières : grande animation dans le nid.
Nid fermé	dévelop- pement du couvain	10 mai	Période de latence entre approvisionne- ment et ponte.
		10 juin	Ponte.
		10 août	Éclosion des adultes mâles et femelles.
		10 septembre	Ouverture du nid; envol des mâles. Alimentation des mâles. Fécondation par les mâles des femelles restant dans le nid. Mort des mâles.
Nid ouvert = 2 ^e ouver- ture		10 novembre	Repos hivernal des femelles fécondées dans leur nid d'origine.
Nid fermé		décembre	
		janvier	
		février	
		25 mars	

Essayons de rechercher comment croît la population d'un nid au cours des années qui suivent sa fondation. Pour cela, comparons entre eux les chiffres enregistrés lors du dénombrement des populations dans les nids déterrés.

1^{re} année, fondation : 1^{re} production de 2, 3, 3, 3, 3, 3, 4, 4, 4 et 6 femelles.

Moyenne = 3,45 ;

2^e année : 2^e production de 6, 8, 9, 10, 12, 17 femelles.

Moyenne = 10,33 ;

3^e année : 3^e production de 15, 25, 31, 39, 39 femelles.

Moyenne = 29,8 ;

4^e année : 4^e production de 50, 58, 81, 104, 108, 111, 130 femelles.

Moyenne = 91,7 ;

5^e année : 5^e production de 199, 206, 225, 315, 319, 411 mâles et femelles.

Moyenne = 279,2.

Il est possible que certains nids de cinquième année produisent seulement des femelles et vivent une sixième année. Le plus gros nid déterré contenait 590 cellules et pouvait être de sixième année. GROZDANIC (1956) cite le cas d'un nid renfermant 676 cellules.

En multipliant par 3 la moyenne de première année, on trouve 10,35, soit la moyenne de deuxième année (10,33). Tout se passe donc comme si chaque ouvrière de première année avait creusé et approvisionné 3 cellules, permettant ainsi la multiplication par 3 de la population du nid. De même, en multipliant par 3 le chiffre 10,35, on obtient 31, chiffre très voisin de la moyenne de troisième année (29,8). En continuant de la sorte on obtient pour la quatrième année 93 (moyenne = 91,7) et pour la cinquième année 279 (moyenne = 279,2).

Nous pouvons en conclure que *la population d'un nid croît d'année en année selon une progression géométrique de raison $n = 3$, la base de cette progression étant le nombre de cellules du nid de première année, soit 2 à 6*. On pourrait juger anormal que la progression garde une raison n aussi constante, comme si les ouvrières fournissaient constamment 3 cellules chacune alors que les fondatrices donnent un nombre de cellules variable. En réalité le nombre $n = 3$ représenterait l'*activité moyenne* d'une ouvrière, l'activité de chaque individu pouvant varier de l'un à l'autre comme chez les fondatrices (2 à 6 cellules creusées). Lorsque l'on a affaire à un nid de plusieurs ouvrières, les variations individuelles peuvent se compenser; ainsi la moyenne des activités des ouvrières deviendrait très proche de l'*activité moyenne*. Ce raisonnement suppose que, chaque année, toutes les cellules du nid sont des cellules nouvellement construites. Or il est très probable que les cellules de l'année précédente sont conservées et réemployées. En effet, ces cellules ont abrité des femelles tout l'hiver sans subir de grave altération. Pour qu'elles disparaissent au printemps, il faudrait que les femelles les combler elles-mêmes avec de la terre, ce qui n'est guère vraisemblable. Par conséquent ce ne sont pas 3 cellules, mais 2, que creuse chaque ouvrière au printemps.

L'activité moyenne d'une ouvrière au printemps sera donc :

- A) la restauration d'une cellule ancienne ;
- B) la construction de 2 cellules nouvelles ($n - 1$) ;
- C) l'approvisionnement de 3 cellules (n).

Soit F le nombre de cellules d'un nid lors de sa fondation. F représente également la base de notre progression géométrique.

La première année, la fondatrice produira F femelles.

La deuxième année, la deuxième production sera de $F \times n$ femelles.

La troisième année, la troisième production sera de $F \times n^2$ femelles.

La quatrième année, la quatrième production sera de $F \times n^3$ femelles.

La cinquième année, la cinquième production sera de $F \times n^4$ femelles ou mâles + femelles.

Eventuellement la sixième année, la sixième production sera de :

$$F \times n^5 \text{ mâles + femelles.}$$

5 ^e ou 6 ^e année	1 ^{re} année	2 ^e année	3 ^e année
1 femelle fécondée à l'automne (a passé l'hiver au repos)	→ creuse 2 à 6 cellules approvisionne pond ♀ 2 à 6 ouvrières — F = 2 à 6	→ ne creuse pas n'approvisionne pas pond dans 6 à 18 cellules → creusent (ou restaurent) approvisionnent 6 à 18 cellules ♀ 6 à 18 ouvrières — F × n = 6 à 18	→ ne creuse pas n'approvisionne pas pond dans 18 à 54 cellules → creusent (ou restaurent) approvisionnent 18 à 54 cellules ♀ 18 à 54 ouvrières F × n = 18 à 54
	Exemples : 2, 3, 3, 3, 3, 3, 3, 4, 4, 4, 6 femelles	Exemples : 6, 8, 9, 10, 12, 17 femelles	Exemples : 15 (mauvaise année), 21, 31, 39, 39 femelles

4 ^e année	5 ^e année	6 ^e année
→ ne creuse pas n'approvisionne pas pond dans 54 à 162 cellules	→ ne creuse pas n'approvisionne pas pond dans 162 à 486 cellules	→ ne creuse pas n'approvisionne pas pond dans 486 à 1.458 cellules
→ creusent (ou restaurent) approvisionnement 54 à 162 cellules		
54 à 162 ouvrières —	→ creusent (ou restaurent) approvisionnement (pondent ?) 162 à 486 cellules	
F × n ¹ = 54 à 162		
	162 à 486 ouvrières ou mâles + femelles } copulation	→ creusent (ou restaurent) approvisionnement pondent (pour certaines) 486 à 1.458 cellules
	femelles fécondées qui hivernent en commun	486 à 1.458 mâles + femelles } copulation
	1 femelle fécondée à l'automne etc.	→ femelles fécondées qui hivernent en commun
	F × n ¹ = 162 à 486	1 femelle fécondée à l'automne → etc.
		F × n ² = 486 à 1.458
Exemples : (mauvaise année), 58, 81, 104, 108, 111, 130 femelles	Exemples : 199, 206, 225, 315, 319, 411 mâles et femelles	Exemples : 590 676 (Grozdanic) } cellules

Désignons par t le rang de l'année dans laquelle se trouve un nid : ce sera également le rang de la production de cellules et de couvain. Nous pouvons exprimer la valeur P de la population de ce nid, pour chaque année, par la formule :

$$P = F \times n^{(t-1)}$$

Ceci suppose, évidemment, un développement normal et régulier du nid. Mais il peut arriver, lorsque l'année est mauvaise, que le couvain se développe mal et que la population issue de ce couvain soit ainsi ramenée à un chiffre très inférieur à la normale. C'est ce qui s'est produit ici pour un nid de troisième année n'ayant fourni que 15 femelles et pour un nid de quatrième année qui n'en contenait que 50. Ces deux nids, déterrés en 1957, renfermaient des femelles produites en 1956. Or l'été 1956 fut particulièrement froid et humide dans la région des Eyzies et l'année 1957 fut marquée par un grand affaiblissement de la population des nids dans l'ensemble de la bourgade (cf. p. 344).

Représentons, sous forme d'un tableau, l'évolution générale d'un nid de *Halictus marginatus* (voir page précédente).

CHAPITRE IV

QUELQUES PROBLÈMES RELATIFS AUX NIDS DE DERNIÈRE ANNÉE

I. — LA PRODUCTION DES MALES ET DES FEMELLES DANS LES NIDS VIEUX

Les mâles et les femelles sont produits simultanément dans les nids de dernière année. Nous examinerons d'abord un cas simple, celui où tous les descendants, mâles et femelles, appartenant à un même nid, proviennent de la seule femelle fécondée. Un nid vieux, déterré le 5 juillet 1955, renfermait 1 reine, 30 vieilles ouvrières, ayant passé l'hiver, et 199 cellules contenant du couvain à divers stades de développement : depuis le stade œuf (5 pains d'Abeille n'avaient même pas encore reçu d'œuf) jusqu'au stade nymphe : 3 Insectes, parvenus à ce stade, étaient du sexe masculin ; les stades les plus avancés ont pu être élevés et ont donné des mâles. Les adultes du nid ont tous été disséqués. Seule la reine montrait des ovaires longs et développés, portant plusieurs œufs mûrs. Les ovaires des 30 ouvrières étaient à l'état de repos. La reine était la seule pondeuse du nid. Sa spermathèque contenait encore une bonne quantité de spermatozoïdes. On ne peut donc dire, en aucune façon, que les mâles soient produits par la reine après épuisement de sa spermathèque. En effet, nous le verrons bientôt, les premiers œufs pondus sont des œufs mâles, les suivants sont mâles et femelles. Et les œufs qui donnent naissance à des femelles sont fécondés.

Dans ce premier exemple, les œufs, mâles et femelles, proviennent de la seule femelle fécondée. Tous les cas ne se présentent pas, cependant, de façon aussi simple. Il est fréquent de voir, dans les nids âgés contenant un grand nombre d'ouvrières, quelques-unes de celles-ci subir un certain développement de leurs ovaires (fig. 11). Un premier nid, le 30 août 1956, renfermait 1 reine, 40 vieilles ouvrières et 315 cellules contenant du couvain à divers stades de développement : depuis le stade larve adulte jusqu'au stade nymphe presque entièrement pigmentée. Ces larves et nymphes ont donné, par la suite, des imagos des deux sexes. Les adultes du nid ont tous été disséqués. 7 ouvrières, sur les 40 qui se trouvaient dans le nid, présentaient un certain allongement et épaississement de leurs ovaires ; chez l'une d'entre elles, la partie supérieure des ovarioles était repliée en une boucle.

Dans un autre nid, déterré le 9 octobre 1956, il restait 1 reine et 22 vieilles ouvrières. Parmi celles-ci, 4 présentaient des ovaires très allongés, repliés en

une boucle à leur partie supérieure ; 7 autres montraient des ovaires longs ou assez longs. Chez ces 11 femelles, la quantité de corps gras entourant les viscères était nettement plus abondante que chez les 11 ouvrières restantes, dont les ovaires étaient atrophiés.

Un autre nid vieux contenait, le 25 juillet 1957, 1 reine à ovaires peu développés et 53 vieilles ouvrières. Parmi celles-ci, 9 montraient des ovaires longs et épais : certains d'entre eux étaient même plus longs que ceux de la reine. Le cas semble exceptionnel car, dans les 5 autres exemples, les ovaires de la reine étaient, de beaucoup, les plus longs.

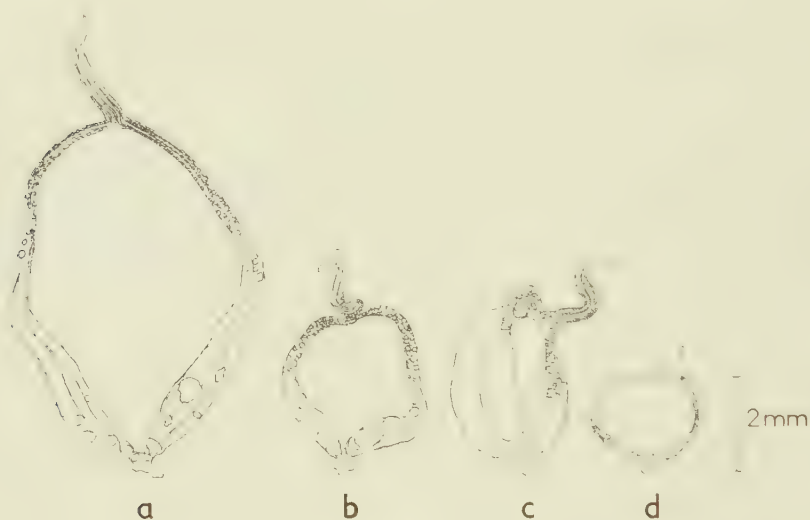


Fig. 11. — Ovaires de quelques femelles prélevées dans un nid de dernière année à la fin de juillet : *a*, ovaires de la reine, ne portant plus d'ovocytes renflés ; *b*, *c*, ovaires de deux ouvrières présentant un certain degré de développement (*c* porte même des ovocytes mûrs) ; *d*, ovaires d'une ouvrière normale (= stérile).

Un nid vieux, déterré également le 25 juillet 1957, nous a fourni 1 reine et 24 ouvrières. Les ovaires de la reine étaient les plus longs. 2 ouvrières montraient des ovaires bien développés et un corps gras abondant, une autre des ovaires assez développés.

Un nid ouvert à l'automne ne contenait plus, le 3 octobre 1957, qu'une reine à ovaires longs et 9 ouvrières à ovaires plus ou moins allongés.

Enfin un autre nid, également ouvert, déterré le 30 octobre 1957, ne contenait plus que la vieille reine, à ovaires longs et une seule vieille ouvrière à ovaires longs et épais.

Dans tous ces exemples, il semble plausible que les ouvrières dont les ovaires s'allongent et se développent, soient capables de pondre des œufs mâles. La descendance femelle d'un nid vieux provient exclusivement de la reine, qui est la seule femelle fécondée du nid. La descendance mâle proviendrait vraisemblablement en partie de la reine, en partie de ces ouvrières pondeuses.

En résumé, alors que dans les nids de quatrième année, et à plus forte raison dans les nids plus jeunes, la reine subit seule un accroissement et un développement de ses ovaires, les ouvrières gardant, tout au long de leur vie, des ovaires à l'état de repos, *il est fréquent de voir, dans les nids de dernière année, plusieurs ouvrières subir un accroissement de leurs ovaires et devenir pondeuses.*

Cela pourrait expliquer la prédominance des mâles sur les femelles dans les nids de dernière année, phénomène que nous allons envisager maintenant.

II. — LA PRÉDOMINANCE DES MALES

Dans les nids de dernière année, contenant à la fois des mâles et des femelles, les mâles sont beaucoup plus nombreux que les femelles. Le dénombrement de la population totale de ces nids doit se faire en automne, avant leur ouverture. Le nombre de mâles, en effet, décroît rapidement dans un nid ouvert par suite de la mort naturelle ou accidentelle de ces mâles. Dans un premier nid, non encore ouvert, nous avons trouvé 68 femelles et 244 mâles. Dans un autre nid, qui venait de s'ouvrir, et dont la population de mâles devait se trouver à peu près au complet, nous avons dénombré 81 femelles et 238 mâles. Dans ces deux exemples, les mâles sont, en gros, 3 fois plus nombreux que les femelles.

Deux nids déterrés le 12 octobre 1955 et qui étaient ouverts depuis un peu plus d'un mois, renfermaient, l'un 77 mâles pour 87 femelles, l'autre seulement 20 mâles pour 104 femelles. Le 30 octobre 1957, un nid de dernière année, qui s'était ouvert le 19 septembre, ne contenait plus que 7 mâles pour 101 femelles.

Remarque. — Il arrive parfois que des nids parvenus au terme de leur croissance n'abritent, par suite de circonstances défavorables, qu'une faible population. Deux nids vieux se sont ouverts à l'automne : ils n'étaient prolongés au printemps que par des cheminées peu élevées et le nombre de femelles pourvoyeuses semblait y être assez restreint. Ces deux nids renfermaient :

— l'un (29 septembre 1955) : 21 femelles + x mâles (13 subsistaient après 1 mois d'ouverture) ;

— l'autre (30 octobre 1957) : 31 femelles + x mâles (3 subsistaient après plus de 1 mois d'ouverture).

Ces deux nids ayant été déterrés longtemps après leur ouverture, nous ne pouvons mentionner ici que la population totale de femelles.

III. — LA PROTÉRANDRIE

Chez *Halictus marginatus* on observe, de façon générale, la protérandrie. Dans un nid déterré le 9 octobre 1956, nid vieux qui venait de s'ouvrir, 122 Insectes étaient parvenus à l'état imaginal dont 115 mâles et seulement

6 femelles. Il faut remarquer que, dans ce nid, le nombre total de mâles était très supérieur à celui des femelles : 238 mâles contre 81 femelles. Les Insectes les plus jeunes, mâles et femelles, étaient parvenus au même stade de développement : nymphe blanche, yeux pigmentés. Cela revient à dire que les stades les plus âgés sont représentés uniquement par des mâles, les stades les plus jeunes à la fois par des mâles et des femelles. Les mêmes phénomènes ont été observés dans un autre nid, le 30 août 1956 :

— mâles beaucoup plus nombreux que les femelles : 244 mâles pour 68 femelles ;

— stades les plus avancés représentés uniquement par des mâles : les 116 nymphes les plus âgées étaient du sexe masculin ;

— stades les plus jeunes représentés à la fois par des mâles et des femelles : les nymphes les plus jeunes comprenaient des individus des deux sexes, les mâles étant, pour chaque stade de développement, plus nombreux que les femelles.

Dans les 5 autres nids vieux, examinés au cours de ce travail, qui contenaient du couvain à un stade peu avancé, les premiers individus éclos étaient du sexe masculin.

On ne peut expliquer cette protérandrie par le développement plus rapide des mâles. Nous avons pu obtenir, au laboratoire, l'élevage de mâles et de femelles depuis le stade larve adulte jusqu'à l'éclosion imaginale. A la même température et dans les mêmes conditions d'élevage, le développement des mâles et des femelles depuis le stade larve adulte jusqu'à l'éclosion imaginale s'effectue exactement à la même vitesse. Il faut en conclure que *les premiers œufs pondus sont des œufs mâles ; puis sont pondus à la fois, des œufs mâles et des œufs femelles, les œufs mâles en quantité plus abondante que les œufs femelles.*

IV. — LA FÉCONDATION

Les nids contenant mâles et femelles s'ouvrent seuls à l'automne. Mais comment s'ouvrent-ils ?

A la fin de l'approvisionnement (cf. chap. III), les ouvrières bouchent leur nid en entassant de la terre dans la partie supérieure du conduit principal, cela sur une grande longueur. Les Insectes éclosent, à la fin de l'été, dans un nid qui se trouve isolé de l'air ambiant par une épaisse couche de terre. Il s'agit donc, pour les mâles, de percer un conduit qui les mette en communication avec l'extérieur. Il semble qu'ils en soient incapables. Le moulage d'un nid ouvert à l'automne nous révèle un conduit de forme régulière, de diamètre constant, comme celui qui existe au printemps. Ses parois sont faites de terre bien tassée. Ce travail ne peut être l'œuvre des mâles. STÖCKHERT (1923) fait remarquer que les mâles de *Halictus malachurus* « ... avec leurs pattes faibles et peu poilues ne sont en aucune façon aptes à fouiller la terre ». Nous n'avons jamais observé de mâles de *Halictus marginatus* en train d'ouvrir leurs nids ni d'édifier un conduit. Par contre, à plusieurs reprises, nous avons surpris, à l'intérieur de tels conduits, des femelles occupées à en

damer les parois avec l'abdomen. Nous avons capturé, dans différents nids ouverts à l'automne, 24 de ces femelles et les avons disséquées : 21 étaient de vieilles ouvrières, celles-là même qui, au printemps, avaient travaillé au creusement et à l'approvisionnement en pollen de leur nid natal. Trois seulement étaient de jeunes femelles fraîchement écloses, bourrées de corps gras, aux ailes intactes et peu colorées. Il semble donc que, pour les ouvrières qui subsistent à l'automne dans les nids vieux, il y ait reprise des activités de creusement et de damage. Les jeunes femelles seraient également capables de prendre part à l'édification ou à l'entretien du conduit de sortie des mâles. D'ailleurs, si les mâles ouvraient eux-mêmes leurs nids, on pourrait s'attendre à les voir sortir sitôt après leur éclosion. Or il se trouve que les premiers mâles éclos demeurent parfois près d'un mois dans leur nid avant que soit foré le conduit de sortie qui les relie à l'extérieur. Ce conduit n'est, du reste, pas uniquement un conduit de sortie, pas plus qu'un trou d'éclosion de mâles qui se disperseraient, par la suite, dans la nature : les mâles, tout comme les femelles, repèrent le nid d'où ils sortent et y retournent. Dix mâles ont été marqués, en septembre 1957, au moment où ils quittaient leur nid. Tous sont rentres au nid dans le courant de la journée. Les mâles passent, en effet, la nuit dans le nid où ils sont nés. C'est là un fait important. La plupart des mâles de *Halictus* quittent le nid natal après l'éclosion et passent la nuit dans quelque abri, soit isolément, soit groupés. Les « groupements de sommeil » des mâles ont été décrits et étudiés par divers auteurs : TORKA (1913), ALFKEN (1913), DEEGENER (1918), VON FRISCH (1918), SCHROTTKY (1922), HERBST (1922), RABAUD (1927 et 1929), JANVIER (1929), PICARD (1933), GRASSÉ (1942), SCHREMMER (1955). A la tombée du jour, les mâles se réunissent, parfois en grand nombre, sur un espace restreint, le plus souvent sur quelque plante ou tige, et reviennent chaque soir exactement au même endroit. Certains auteurs, VON FRISCH (1918), HERBST (1922), voient dans ces associations un phénomène social élémentaire. Pour RABAUD (1927), en particulier, les rassemblements de mâles d'*Halictes* réalisent « une manifestation du phénomène social limité à lui-même, un phénomène social pur, dégagé de toute variable. » D'autres auteurs doutent de la valeur sociale de tels groupements. Ce sont DEEGENER (1918), SCHROTTKY (1922), STÖCKHERT (1923), SCHREMMER (1955). GRASSÉ (1942), après avoir analysé les facteurs qui régissent la formation des rassemblements de sommeil, pense que ces associations temporaires unisexuelles ne constituent pas, à elles seules, un phénomène social : « Capture d'individus les uns par les autres du fait de réactions opto-motrices, maintien du groupe par chimiotactisme positif, influence des facteurs externes et du rythme nycthé-méral nous paraissent être des causes qui déterminent la formation du rassemblement de sommeil dont les rapports avec les phénomènes sociaux sont très lâches sinon inexistantes. » GRASSÉ fait remarquer, de plus, que l'attraction qui s'exerce entre mâles réfrène l'appétit génésique et s'oppose à l'attraction sociale proprement dite chez les espèces qui mènent normalement une vie collective. Les mâles de *Halictus*, en abandonnant le nid où est installée la collectivité, démontreraient ainsi une « tendance antisociale ». C'est là une idée intéressante. Il serait fructueux de connaître le comportement particulier des

mâles des diverses espèces qui composent le genre *Halictus*. Est-ce que, parallèlement à l'évolution des femelles, les mâles manifesteraient eux aussi, selon les espèces, soit des tendances antisociales, soit des tendances plus ou moins sociales ? Les mœurs des mâles des diverses espèces sont malheureusement peu connues. TORKA (1913) et SCHREMMER (1955) signalent l'existence de groupements de sommeil chez les mâles de *Halictus calceatus* Scop., RABAUD (1927) chez ceux de l'espèce *laticeps* Schenck, JANVIER (1929) chez ceux de l'espèce *mutabilis*. STÖCKHERT (1923) donne, sur les mâles de *Halictus malachurus*, les précisions suivantes : « Il est d'ailleurs important de remarquer que les mâles, eux non plus, ne quittent pas le lieu de leur naissance juste après avoir terminé leur développement comme c'est le cas chez d'autres solitaires, mais qu'ils restent encore longtemps dans le nid, rentrent ou sortent sans en être jamais empêchés et s'y retirent en particulier la nuit et par temps incertain.... Mais il arrive aussi souvent que les mâles se glissent même dans les nids étrangers sans être ennuyés par ses occupants alors que les femelles étrangères sont toujours attaquées et pourchassées immédiatement. »

Dans l'espèce marginatus, les mâles demeurent attachés à leur nid d'origine, manifestant ainsi, tout comme les femelles, une tendance sociale.

Dès qu'un nid est ouvert, les mâles s'en échappent. Nous savons déjà comment, après s'être chauffés au soleil et nourris, ils commencent à survoler la bourgade, visitant les moindres cavités, s'insinuant dans tous les trous ouverts. Il semble qu'ils ne perçoivent nullement l'odeur des femelles qui pourrait s'exhaler des nids ouverts, mais qu'ils soient attirés par tout ce qui ressemble à un conduit. Nous les avons vus descendre, à plusieurs reprises, dans des conduits artificiels forés dans la terre à l'aide d'une aiguille à tricoter. Quand, à la longue, ils ont découvert la galerie d'entrée d'un nid, ils la repèrent et la retrouvent ensuite directement : c'est ainsi que, pendant les heures chaudes, certains nids sont fréquentés assidûment par les mâles : ils y descendent à la queue leu leu, en ressortent en se frottant les antennes.

Dans un nid ouvert à l'automne, les Insectes, mâles et femelles, sont généralement tous parvenus à l'état imaginal. Cependant, en 1956, à la suite de circonstances météorologiques déplorables, le développement du couvain s'est trouvé considérablement retardé. Dans un nid déterré le 9 octobre, nid qui s'était ouvert 5 jours auparavant, 113 mâles étaient parvenus à l'état adulte tandis que 123 étaient encore à l'état de nymphes ; quant aux femelles, 6 seulement étaient écloses, les 75 restantes se trouvant à l'état de nymphes. C'est là un cas exceptionnel. *Il est normal qu'avant l'ouverture d'un nid vieux les mâles et les femelles de ce nid soient parvenus à l'état imaginal.*

Nous avons effectué des déterrages avant l'ouverture de nids vieux et n'avons jamais observé de fécondation à l'intérieur d'un nid non encore ouvert contenant à la fois mâles et femelles à l'état adulte. *La sortie automnale des mâles est absolument indispensable au déclenchement de leur instinct génésique.* On peut rapprocher ce cas de celui des Termites inférieurs : les futurs essaimants ont leur instinct génésique bloqué aussi longtemps qu'ils demeurent inclus dans la termitière originelle ; cet instinct ne se manifeste qu'en dehors du groupe social.

Il arrive exceptionnellement, chez *Halictus marginatus*, que, dans des nids d'avant dernière année, on trouve, à côté des femelles, 1 mâle ou quelques rares mâles. Dans un nid de quatrième année nous avons trouvé, le 29 septembre 1955, 1 reine, 111 femelles vierges, nouvellement écloses et un seul mâle; dans un autre nid de quatrième année, le 24 octobre 1957 : 1 reine, 104 jeunes femelles vierges et 5 mâles. De tels nids ne s'ouvrent pas à l'automne et aucune fécondation ne s'y produit. Le ou les mâles ne tardent pas à mourir. Le cycle n'est nullement modifié par rapport à la normale. Nous insistons sur le fait qu'une telle production de mâles, avant la dernière année, est tout à fait accidentelle.

La fécondation n'intervient donc jamais avant la sortie des mâles. Elle se produit au cours des mois de septembre et d'octobre, pendant la journée, quand les mâles visitent les nids ouverts. Les femelles, qui ne sortent pas à cette saison, sont fécondées dans leurs nids.

Etant donné le nombre de mâles qui fréquentent quotidiennement certains nids ouverts, on peut penser que chaque femelle est fécondée par plusieurs mâles. A l'appui de cette hypothèse citons le fait suivant : si on déterre un nid au début de la période de fécondation, certaines femelles ne sont que partiellement fécondées, la spermathèque n'étant pas complètement remplie de sperme.

L'auto-fécondation d'un nid, ou fécondation des femelles de ce nid par les mâles issus du même nid, est possible. Nous en avons eu récemment la preuve. En automne 1958, un seul nid, dans toute la bourgade de Vilajou, est parvenu au terme de sa croissance et s'est ouvert, laissant échapper des mâles. Les femelles, demeurées dans le nid natal, n'ont pu recevoir la visite de mâles étrangers. Or nous avons constaté, au printemps 1959, qu'elles avaient bel et bien été fécondées et manifestaient un comportement normal de fondatrices.

Cette possibilité d'auto-fécondation est avantageuse pour l'espèce : une bourgade peut naître d'un nid unique, isolé, puisque les fondatrices qui éclore-
ront dans ce nid, au bout de quelques années, seront fécondées par leurs frères.

Divers déterrages, effectués en période de fécondation, nous ont apporté les données suivantes :

— *Dans un nid de dernière année, ouvert à l'automne, la vieille reine est toujours en vie.* Elle se reconnaît facilement à ses ailes, un peu déchirées et jaunies, et à la longueur de ses ovaires.

— *Il n'est pas certain que toutes les femelles d'un nid ouvert à l'automne soient fécondées.* Un nid déterré le 12 octobre 1955 et qui s'était ouvert le 22 août (cette ouverture précoce est une conséquence du temps exceptionnellement beau et chaud qui a marqué la saison 1955) comptait, parmi les femelles fraîchement écloses, 73 femelles fécondées et 13 femelles vierges. Le 30 octobre 1957, un autre nid, ouvert depuis le 19 septembre, abritait 100 femelles nouvellement écloses dont 76 fécondées et 24 vierges. A la même date un nid voisin, peu peuplé, comptait 26 femelles fécondées et 5 femelles vierges. Il semble qu'il demeure, dans chaque nid, un certain pourcentage de femelles

non fécondées. Nos fouilles ont toujours été faites à la fin de la période de fécondation : il n'est pas impossible qu'à ce moment-là certaines femelles soient vierges parce qu'elles n'ont pas encore été fécondées. Sur ce point, nous n'avons pas acquis de certitude.

La fécondation se produit uniquement dans les nids ouverts à l'automne. Les nids qui ne contiennent que des femelles demeurent bouchés en cette saison. Nous n'avons jamais vu de mâle s'arrêter ou gratter la terre sur l'emplacement d'un nid fermé.

Nous résumerons, en quelques lignes, les caractéristiques de la fécondation chez *Halictus marginatus* :

A) La fécondation a lieu au cours des mois de septembre et d'octobre.

B) Elle se produit à l'intérieur des nids, les femelles ne sortant pas en automne.

C) Elle n'intéresse que les nids ouverts à l'automne.

D) Ce sont les vieilles ouvrières qui creusent le conduit de sortie des mâles et en dament les parois avec l'abdomen ; parfois, de jeunes femelles nouvellement écloses prennent également part à l'édification et à l'entretien de ce conduit.

E) Les conduits qui s'ouvrent à l'automne ne sont d'ailleurs pas uniquement des conduits de sortie des mâles : ceux-ci, en effet, reviennent dans leurs nids d'origine et y passent la nuit. Et, surtout, c'est par ces conduits que se font les allées et venues des mâles qui aboutissent à la fécondation des femelles restant dans les nids.

F) La sortie des mâles est indispensable au déclenchement de leur instinct génésique : aucune fécondation n'a lieu dans les nids contenant mâles et femelles avant la sortie des mâles.

G) Il semble que toutes les femelles appartenant aux nids ouverts à l'automne ne soient pas fécondées : il reste généralement dans chaque nid un faible pourcentage de femelles vierges.

H) L'auto-fécondation d'un nid, ou fécondation des femelles de ce nid par leurs frères, est possible et se réalise normalement en l'absence de mâles étrangers.

I) Chaque femelle est, semble-t-il, fécondée par plusieurs mâles.

V. — REMARQUES CONCERNANT LES MALES

A) *Leur ressemblance avec les femelles.*

Dans le genre *Halictus*, les mâles et les femelles appartenant à une même espèce sont généralement très différents les uns des autres et aisément reconnaissables. Ce dimorphisme sexuel est signalé, par les auteurs anciens, dès la création du genre : « Les mâles de quelques espèces ont été rapportés au genre hylée de FABRICIUS. Les individus de ce sexe s'éloignent en général par la forme et quelques autres caractères des femelles .. » LATREILLE (1805).

« Les mâles *Halictus* diffèrent beaucoup de leurs femelles. Ils sont au nombre de ceux qui sont plus grands que celles-ci » LEPELETIER DE SAINT-FARCEAU, 1841).

Or, dans l'espèce *marginatus*, les mâles ressemblent étonnamment aux femelles (Pl. IV, fig. 3). Pour les deux sexes, la forme générale du corps, la taille, la pigmentation et la pilosité sont identiques. L'abdomen du mâle diffère de celui des autres mâles du genre *Halictus* qui est en général long, étroit et de forme plus ou moins cylindrique ; celui-là est, au contraire, large, rétréci à la base et au sommet, comme celui de la femelle. On retrouve chez les deux sexes la même tête, beaucoup plus courte que large, qui est caractéristique de l'espèce. Le mâle est toutefois reconnaissable à ses antennes, plus longues que celles de la femelle.

De cette absence de dimorphisme sexuel, rapprochons l'absence de polymorphisme morphologique entre reine et ouvrières (cf. chap. VI).

Chez *Halictus malachurus* on observe, en même temps qu'un dimorphisme sexuel accentué, un polymorphisme net entre reine et ouvrières.

A côté des caractères morphologiques énumérés ci-dessus, les mâles et les femelles de *Halictus marginatus* ont en commun une certaine ressemblance d'« allure ». Les mâles ont, comme les femelles, un vol calme et régulier ; ceux des autres espèces ont généralement un vol rapide, saccadé, désordonné. De plus, à leur sortie du nid, mâles comme femelles exécutent des vols de repérage : ils se chauffent au soleil, survolent la bourgade, demeurent attachés au nid natal. Rappelons que mâles et femelles ne sortent pas à la même saison et ne volent jamais simultanément.

B) Leur odeur.

Les mâles de *Halictus marginatus* émettent, quand on les saisit entre deux doigts, une substance à odeur très pénétrante et agréable qui rappelle le géranioïl. Des dissections ont permis de localiser, dans le corps de l'Insecte, cette substance odorante. Elle est tout entière contenue dans la poche rectale du mâle. C'est par l'orifice anal qu'elle est émise, sous forme de gouttelettes. Cette substance imprègne les parois des tubes de verre qui ont contenu des mâles et les parfument.

Nous avons pensé qu'une telle substance pouvait être en relation avec les plantes que visitent les mâles à l'automne. C'est pourquoi nous avons prélevé des mâles dans un nid non encore ouvert. Leur tube digestif était évidemment vide, les Insectes ne s'étant pas nourris. Nous avons ensuite dilacéré la poche rectale : nous avons aussitôt perçu l'odeur caractéristique de cette espèce.

Cette odeur n'existe pas chez la femelle de *Halictus marginatus*, pas plus que chez les mâles des diverses autres espèces du même genre que nous avons pu disséquer. Est-elle en relation avec le fonctionnement des glandes rectales, particulièrement développées chez le genre *Halictus* ? Notons que ces glandes existent, dans les deux sexes, chez toutes les espèces du genre *Halictus*.

CHAPITRE V

QUELQUES TRAITS PARTICULIERS DE LA BIOLOGIE ET DE LA PHYSIOLOGIE DE LA REINE

L'étude du cycle complet de *Halictus marginatus* (cf. chap. III) nous a donné un aperçu de la biologie de la reine. Nous reviendrons ici sur quelques traits particuliers concernant la biologie et la physiologie de la reine.

I. — LA VIE SOUTERRAINE DE LA REINE A PARTIR DE SA DEUXIÈME ANNÉE

Nous avons vu comment la jeune fondatrice, après avoir passé dans son nid natal, en compagnie de ses sœurs, l'hiver qui suit son éclosion, cumulait, en cette première année de sa vie, les fonctions d'ouvrière et de pondeuse : elle creuse elle-même son nid, l'approvisionne en pains d'Abeille, y dépose ses œufs. Puis, avec ses filles, les quelques ouvrières issues de sa première ponte, elle passe un deuxième hiver. Au printemps suivant reprennent dans le nid les travaux de creusement et d'approvisionnement. Ces travaux sont l'œuvre des seules ouvrières. Nous avons voulu avoir la preuve que la reine ne sortait plus, à partir de la deuxième année de sa vie. Diverses expériences nous ont permis d'acquérir, sur ce point, une certitude.

1^{re} expérience. — Toutes les ouvrières d'un nid de deuxième année sont marquées à leur retour au nid, au moment de l'approvisionnement. Après quoi le nid est déterré. La reine est trouvée, dans le nid, non marquée.

Mais on peut supposer que la reine ne sort que de loin en loin et va se nourrir sur les fleurs. Il n'est évidemment pas question de surveiller un même nid, du matin au soir, pendant toute sa période d'ouverture, pour s'assurer que la reine ne sort jamais. Nous avons donc procédé différemment.

2^e expérience. — Nous disposons, sur un nid de troisième année qui vient de s'ouvrir, un piège permettant de capturer toutes les femelles quittant le nid. Le piège est maintenu à la même place pendant toute la période d'ouverture des nids. Le nid se trouve, petit à petit, vidé de ses occupants. Les 8 femelles piégées sont immédiatement disséquées et se montrent être vierges. La reine ne sort pas de son nid.

3^e expérience. — Un nid contenant une reine et 17 ouvrières est déterré pendant la période d'approvisionnement des nids, c'est-à-dire au moment de la

sortie printanière des femelles. La reine du nid, placée sur une table, au laboratoire, à proximité d'une vitre par laquelle entre largement la lumière, marche, tourne en rond mais ne tente pas de s'envoler. Une ouvrière placée dans les mêmes conditions s'envole immédiatement en direction de la vitre.

La reine est ensuite jetée en l'air, puis lâchée d'une certaine hauteur : elle tombe lourdement sur le sol, sans avoir déployé ses ailes. Si l'on souffle violemment sur la reine, elle soulève un peu ses ailes et les laisse retomber.

La reine est ensuite soumise à un grand éclaircissement : elle est placée à 70 centimètres d'un spot très puissant (500 W). Elle fuit la lumière, en marchant, et ne tente pas de s'envoler. Plusieurs ouvrières du même nid sont ensuite placées dans les mêmes conditions : elles s'envolent immédiatement en direction du spot.

La reine d'un nid âgé de plus d'une année perd la faculté de voler et mène alors, jusqu'à la fin de sa vie, une existence uniquement souterraine.

II. — L'ALIMENTATION DE LA REINE PENDANT SA PÉRIODE DE VIE SOUTERRAINE

Comment la reine se nourrit-elle à partir de la deuxième année de sa vie ? La dissection d'une vingtaine de reines nous a montré qu'au moment de l'approvisionnement en pollen d'un nid par les ouvrières, le jabot de la reine renfermait un peu de nectar. S'agit-il de liquide régurgité, des échanges trophallactiques surviendraient alors entre reine et ouvrières ? La reine se nourrit-elle, au contraire, par ses propres moyens, en suçant les pains d'Abeille fraîchement imprégnés de nectar par les ouvrières ? Cette deuxième solution nous paraît la plus plausible. Nous n'avons jamais observé, en plaçant dans un récipient la population totale d'un nid, la moindre attirance des ouvrières par la reine. Nous n'avons jamais vu d'échange de liquide entre reine et ouvrières. Il est vrai que des Insectes placés dans des conditions artificielles ont un comportement modifié. Toutefois, l'état d'émotivité passé, il semble qu'une attraction quelconque des ouvrières par la reine de même que d'éventuels échanges de nourriture pourraient être décelés.

Si l'on présente à la reine quelque nourriture (miel ou sucre + H₂O), elle s'alimente aussitôt par ses propres moyens.

III. — LE CYCLE OVARIEN DE LA REINE

Comme c'est le cas chez tous les Hyménoptères, les ovaires d'une reine de *Halictus marginatus* sont de type méroïstique. Dans chaque ovariole alternent les chambres à ovocytes et les chambres à cellules vitellines. Chaque ovaire comprend 3 ovarioles filiformes, lorsqu'ils sont au repos, mais capables de s'accroître considérablement et de porter un grand nombre d'ovocytes lors de la reproduction.

A) *Première année.*

Les fondatrices, comme les ouvrières, atteignent l'état imaginal au mois d'août. Leurs ovaires, comme ceux des ouvrières écloses au même moment (fig. 12), ne se développent pas avant le repos hivernal. Les reines demeurent au nid natal, privées de nourriture et totalement inactives. Elles passent ainsi l'hiver. Quand, au printemps, elles entrent en activité, leurs ovaires sont encore à l'état de repos. Alimentation, fondation du nid, approvisionnement, fermeture du nid se succèdent sans que les ovaires des reines aient commencé leur développement. Quatre fondatrices, disséquées au moment de la

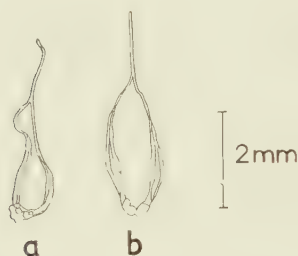


Fig. 12.

Fig. 12. — Ovaires : *a*, d'une fondatrice ; *b*, d'une ouvrière, après l'éclosion imaginale.

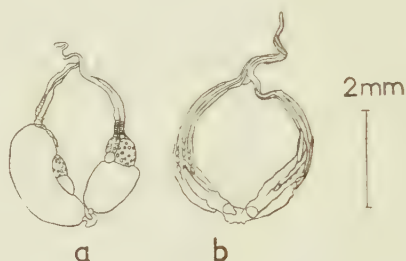


Fig. 13.

Fig. 13. — Ovaires d'une fondatrice : *a*, au moment de sa première ponte (juin) ; *b*, après sa première ponte (octobre).

fermeture du nid, montraient des ovaires filiformes où, après coloration, on pouvait percevoir de minuscules ovocytes (fig. 8 *a*). Cette non-concordance entre l'activité d'une reine à l'extérieur du nid et son développement ovarien est caractéristique de *Halictus marginatus* (cf. p. 359). Ce n'est que quand la reine a fermé le nid approvisionné en pains d'Abeille, donc quand elle a cessé toute activité à l'extérieur du nid que, lentement, mûrissent les ovocytes. Un mois après la fermeture du nid débute la ponte. En cette première année de vie de la reine, les ovaires ne portent que quelques ovocytes et restent courts (fig. 13 *a*). Quand la ponte est terminée, les ovarioles reprennent lentement un aspect plus ou moins filiforme (fig. 13 *b*).

B) *Deuxième année.*

A partir de la deuxième année, la reine se consacre à la ponte. Elle ne sort plus. L'examen de ses ailes nous indique qu'elle ne prend vraisemblablement plus part au creusement des cellules. Les travaux d'excavation qu'elle entreprend lors de la fondation de son nid lui valent quelques légères déchirures ou encoches à l'extrémité des ailes (fig. 14 *a*, *b*, *a'* et *b'*). Or les reines de deuxième, troisième, quatrième et dernière année n'ont pas les ailes plus abi-

mées qu'une reine de première année qui a déjà creusé et approvisionné son nid (fig. 14, *a''* et *b''*). Les travaux de creusement et d'approvisionnement d'un nid, à partir de sa deuxième année, reviennent aux ouvrières. Là encore, le

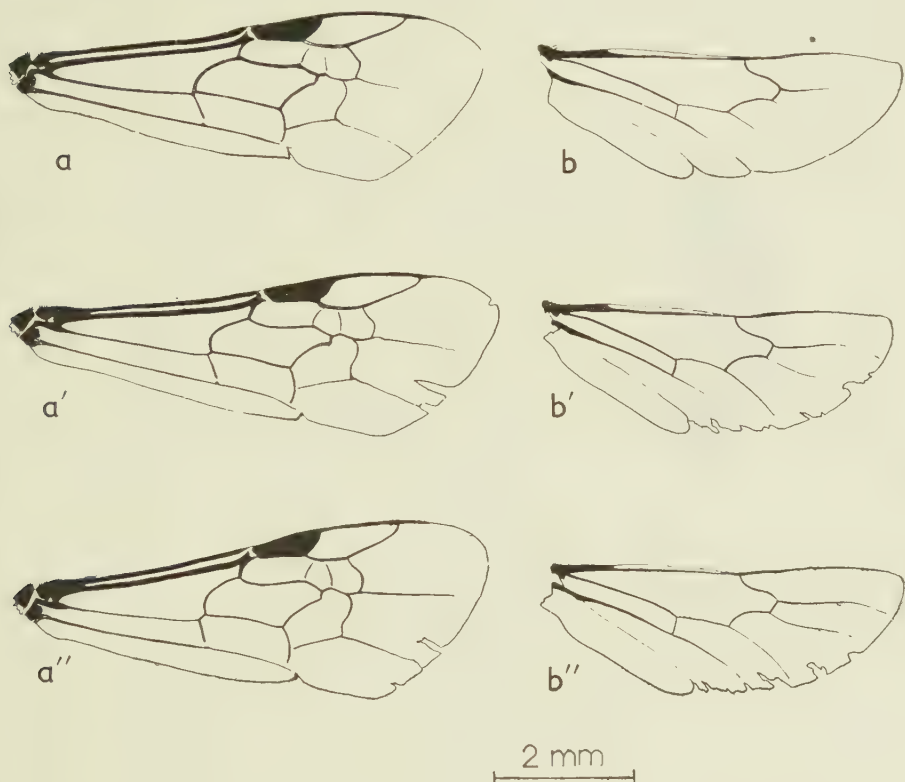


Fig. 14. — Ailes antérieure et postérieure d'une fondatrice : *a* et *b*, à l'éclosion imaginale (ailes intactes); *a'* et *b'*, au moment de la fermeture du nid de première année (remarquer l'usure des ailes); *a''* et *b''*, au moment de la fermeture du nid de quatrième année (les ailes ne sont pas plus usées que dans le cas précédent).

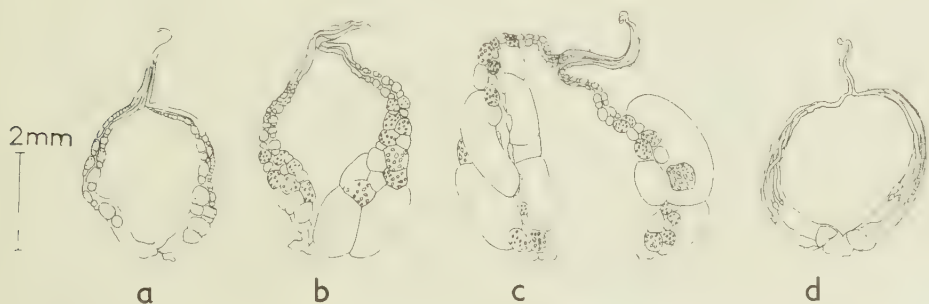


Fig. 15. — Ovaires de la reine d'un nid de deuxième année : *a* et *b*, pendant le développement (*a*, fin mai; *b*, 10 juin); *c*, au moment de la ponte (20 juin); *d*, après la ponte (octobre).

developpement ovarien de la reine ne débute qu'après la fermeture du nid par les ouvrières, c'est-à-dire lorsque chaque cellule a reçu un pain d'Abeille.

Les ovaires, qui portent des œufs plus nombreux que l'année précédente, s'accroissent en longueur (fig. 15 *a, b, c*). Après la ponte, ils reprennent un aspect plus ou moins filiforme mais conservent leur longueur (fig. 15 *d*).

C) *Années suivantes.*

Le même cycle se répète ensuite, jusqu'à la mort de la reine. Il est curieux de suivre d'année en année, l'allongement des ovaires de la reine. Cet allongement dépend de la quantité croissante d'œufs pondus. A partir de la troi-



Fig. 16. — Ovaires de la reine d'un nid de troisième année : *a*, *in situ*, dans la cavité abdominale, au moment de la ponte (B = boucle); *b*, les mêmes, déroulés; *c*, après la ponte.



Fig. 17. — Ovaires de la reine d'un nid de quatrième année : *a*, *in situ*, disposés en accordéon dans la cavité abdominale, au moment de la ponte (B = boucle, Pm = plicature médiane); *b*, les mêmes, déroulés; *c*, après la ponte.

sième année, il est fréquent de voir les ovarioles se replier, à leur partie supérieure, en une boucle (fig. 16). Plus tard, quand les ovaires s'accroissent encore, à la boucle supérieure s'ajoute une plicature médiane des ovarioles qui a pour effet de disposer ces organes en accordéon dans la cavité abdominale qu'ils emplissent (fig. 17). Une reine âgée, bourrée d'œufs, est difficile à distinguer d'une ouvrière par la seule observation de son abdomen : celui-ci est à peine plus large et plus long qu'en temps normal. C'est dire que les ovaires utilisent au maximum la place qui leur est offerte dans l'abdomen (fig. 18).

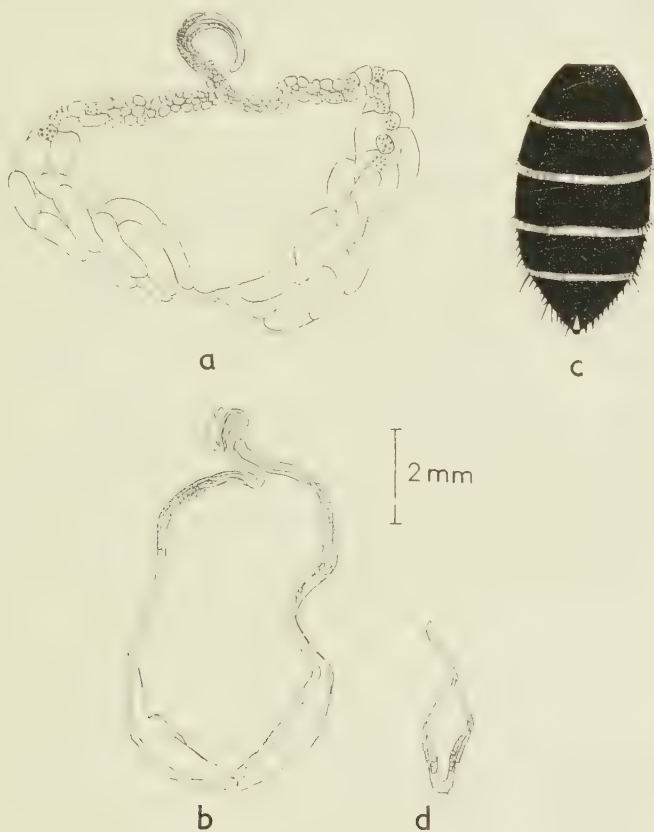


Fig. 18. — Ovaires de la reine d'un nid de cinquième année : *a*, au moment de la ponte ; *b*, après la ponte ; *c*, abdomen de la reine, à la même échelle ; *d* (par comparaison), ovaires de la même reine avant sa première ponte.

IV. — LA LONGÉVITÉ DE LA REINE

Les nids constituant la bourgade que nous avons étudiée ont été soigneusement repérés, marqués et observés au cours de 5 années consécutives. Nous pouvons affirmer que la longévité d'une reine de *Halictus marginatus* peut atteindre 5 années. Il n'est pas exclu que, dans certains cas, la reine vive pen-

dant 6 années. Dans les nids âgés contenant mâles et femelles, déterrés à l'automne, nous avons toujours trouvé une reine en vie. La reine subsiste donc après l'éclosion imaginale de ses derniers descendants. Selon toute vraisemblance, elle doit disparaître au cours de l'hiver suivant.

La longévité de la reine de *Halictus marginatus* est remarquable. Elle est comparable à celle de l'*Apis*. Chez les autres espèces connues du genre *Halictus*, notamment chez *malachurus*, espèce véritablement sociale, la fondatrice vit, au plus, 12 à 13 mois d'après STÖCKHERT (1923). C'est la durée de vie d'une ouvrière de *Halictus marginatus*.

V. — LA FÉCONDATION DE LA REINE

La reine donne naissance, pendant 5 années consécutives, à des femelles chaque année plus nombreuses avant de produire, finalement, des mâles et des femelles. Tous les œufs qui engendrent des femelles sont fécondés. Or la reine est fécondée au moment de son éclosion, par les mâles nés en même temps qu'elle. La fécondation ne peut se produire de nouveau au cours des années qui suivent l'éclosion de la reine : le nid de celle-ci demeure fermé quand, à l'automne, des mâles s'échappent des nids vieux environnants. La reine a donc en réserve une quantité de spermatozoïdes qui lui permet de féconder ses œufs pendant 5 années consécutives. Or, précisément, sa spermathèque est de taille très supérieure à celle des autres Halictes qui ne vivent qu'une seule année, *Halictus malachurus* par exemple : le diamètre de la spermathèque de *Halictus marginatus* est de l'ordre de 350 μ tandis que celui de la spermathèque de *Halictus malachurus* n'est que de l'ordre de 100 μ .

Nous avons disséqué des reines appartenant à des nids de dernière année, déterrés à l'automne avant la sortie des mâles, donc avant l'accouplement. Ces reines contenaient encore dans leur réceptacle séminal une certaine quantité de spermatozoïdes.

On ne peut qualifier d'unique la fécondation de la reine de *Halictus marginatus* puisque plusieurs mâles y contribuent (cf. p. 385 ; elle est multiple mais ne se réalise qu'au cours d'une période unique dans la vie de la reine.

On peut rapprocher ce cas de celui de l'*Apis* : la fécondation, œuvre de plusieurs mâles, a lieu au cours d'un ou de plusieurs vols nuptiaux survenant, le plus souvent, à une époque déterminée de la vie de la reine, proche de son éclosion. Cependant KUPETZ (1931) et BAUMGARTNER (1948) ont tous deux observé des reines pondeuses marquées sortant de la ruche et revenant ensuite porteuses d'un « signe de fécondation ». Chez l'Abeille mellifique, donc, la fécondation multiple des reines ne semble pas liée à une période unique de la vie de ces reines. C'est là une différence importante avec la reine de *Halictus marginatus* pour laquelle toute possibilité de fécondation ultérieure est radicalement exclue.

La présence d'une reine pérenne, fécondée au cours d'une période unique se rencontre fréquemment chez les Fourmis. Elle est rare chez les autres Hyménoptères.

CHAPITRE VI

SUR L'EXISTENCE DE CASTES CHEZ *HALICTUS MARGINATUS*

Le polymorphisme s'applique à la coexistence, à l'intérieur d'une même espèce, de deux ou plusieurs formes adultes du même sexe. Chez les Insectes sociaux, ces diverses formes constituent des castes. Le terme de caste implique généralement une double notion :

- 1^o une notion morphologique : les individus des diverses castes se distinguent les uns des autres par leur aspect extérieur ;
- 2^o une notion fonctionnelle : les individus des diverses castes sont physiologiquement distincts ; ils assument des fonctions différentes.

Toutefois, il est des cas (cf. p. 411) où les différences morphologiques entre les castes sont très faibles, voire inexistantes. Seules des différences fonctionnelles caractérisent alors les diverses castes.

Chez *Halictus malachurus*, les femelles d'été, appelées *longulus*, ont été longtemps considérées comme appartenant à une espèce distincte de l'espèce *malachurus*. Elles diffèrent des fondatrices :

- 1^o morphologiquement, par la taille, la forme de la tête, la pilosité de l'abdomen ;
- 2^o physiologiquement :
 - par le fait qu'elles ne sont pas fécondables : elles demeurent donc vierges bien que quelques mâles soient produits en même temps qu'elles ;
 - par la courte durée de leur vie : de 3 à 6 semaines ; la fondatrice vit une année entière ;
 - par l'absence de repos hivernal.

Il arrive que leurs ovaires subissent un léger développement : elles sont alors capables de pondre quelques œufs mâles.

Quoi qu'il en soit, les femelles *longulus* constituent une véritable caste, morphologiquement et physiologiquement distincte de celle des fondatrices.

Dans l'espèce *marginatus*, les choses se présentent de façon fort différente. Nous ne pouvons parler ici de femelles d'été puisque, le cycle s'étendant sur plusieurs années, il n'y a qu'une seule production annuelle de femelles qui se montrent au printemps. Dans cette espèce, rien ne permet de distinguer, au premier coup d'œil, une fondatrice d'une ouvrière. Les femelles fécondées qui, au printemps, s'échappent des nids âgés ressemblent à s'y méprendre aux

ouvrières qui, à la même époque, sortent des nids plus jeunes. Il n'y a guère que le comportement particulier des fondatrices, avant le creusement de leur nid, qui permette de les différencier des ouvrières volant au même moment. Nous avons vu, en effet, comment les fondatrices, issues de simples trous non entourés de déblais, commençaient par se nourrir abondamment sur les fleurs, puis exploraient les environs de leur nid avant de commencer à creuser, chacune pour son propre compte, un terrier. Les ouvrières, issues de nids prolongés au dehors par des cheminées, s'orientent, repèrent les lieux mais demeurent attachées à leur nid d'origine et n'en explorent pas les alentours.

I. — COMPARAISON ENTRE REINES ET OUVRIÈRES

A) *Étude morphologique comparée des reines et des ouvrières.*

a) *Anatomie comparée.* — Ouvrières et fondatrices sont morphologiquement identiques. Nous avons comparé entre eux leurs appendices : pièces buccales, antennes, pattes, ailes, sans y percevoir de différences. Nous avons disséqué, au moment de leur éclosion, une centaine de femelles appartenant à un nid jeune (futurs ouvrières) et autant de femelles prélevées dans un nid de dernière année (futurs fondatrices). Les unes et les autres étaient bourrées de corps gras ; leurs spermathèques étaient exactement de la même taille (350 μ de diamètre) ; leurs ovaires de la même longueur et dans le même état : les ovarioles étaient filiformes et il était impossible d'y déceler, après dissection et coloration, la moindre trace d'ovocytes (fig. 12).

b) *Étude comparative de la taille des femelles appartenant à des nids d'âges différents.* — Nous avons cherché à savoir si la taille des fondatrices était plus élevée que celle des ouvrières et avons, pour cela, examiné quelques cas particuliers :

— Il arrive que la reine soit la plus grande femelle du nid : la reine d'un nid de dernière année, déterrée le 25 juillet 1957, mesure 11,2 mm. quand la plus grande de ses ouvrières ne mesure que 11 millimètres ;

— Il arrive que la reine soit l'une des plus grandes femelles du nid :

— exemple 1 : la reine mesure 11 millimètres ; sur ses 108 descendants femelles, plusieurs mesurent aussi 11 millimètres ;

— exemple 2 : la reine mesure 11 millimètres ; sur ses 50 descendants femelles, les 7 plus grandes mesurent 11 millimètres.

— Il arrive que la reine ne soit pas la plus grande femelle du nid :

— exemple 1 : la reine d'un nid très peuplé ne mesure que 10,5 mm. quand plusieurs de ses ouvrières mesurent 11 millimètres ;

— exemple 2 : la taille de la reine n'atteint que 10,2 mm. quand celle de plusieurs de ses filles est de 11 millimètres.

— Il arrive enfin que la reine soit la plus petite femelle du nid : la reine d'un nid de deuxième année, déterrée le 18 octobre 1956, mesure 9,7 mm., une vieille ouvrière, 10 millimètres et 6 jeunes ouvrières, 10 millimètres.

Pour avoir une idée précise des tailles relatives des fondatrices et des ouvrières, nous en avons fait une étude statistique, consignant sur un histogramme (fig. 19) les tailles de toutes les ouvrières mesurées au cours de ce travail (= 514) et sur un autre les tailles des reines (= 207).

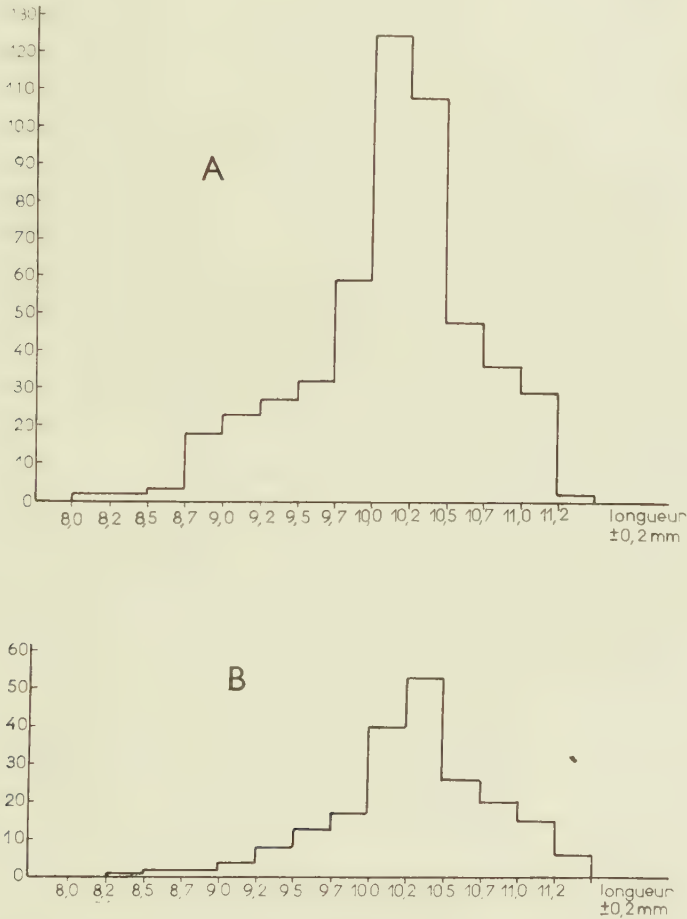


Fig. 19. — Histogramme des femelles (longueur totale du corps).
A : histogramme des ouvrières (514) ; B : histogramme des fondatrices (207).

Les histogrammes obtenus montrent que les valeurs extrêmes sont sensiblement les mêmes dans les deux cas. Toutefois la valeur inférieure est de 8 chez l'ouvrière, de 8,2 chez la reine. De plus la valeur 11,2 est rare chez l'ouvrière. Ce léger décalage s'explique aisément en tenant compte de ce que bon nombre de fondatrices ont été mesurées en période de ponte ; leurs ovaires, alors très développés, produisaient ainsi un léger allongement de l'abdomen. Ceci rend compte également de la faible différence de mode des deux

courbes. Ce mode est de 10-10,2 dans les deux cas avec majorité de 10,2 chez les fondatrices et majorité de 10 chez les ouvrières.

Nous pouvons en conclure que les reines et les ouvrières sont, statistiquement, de même taille.

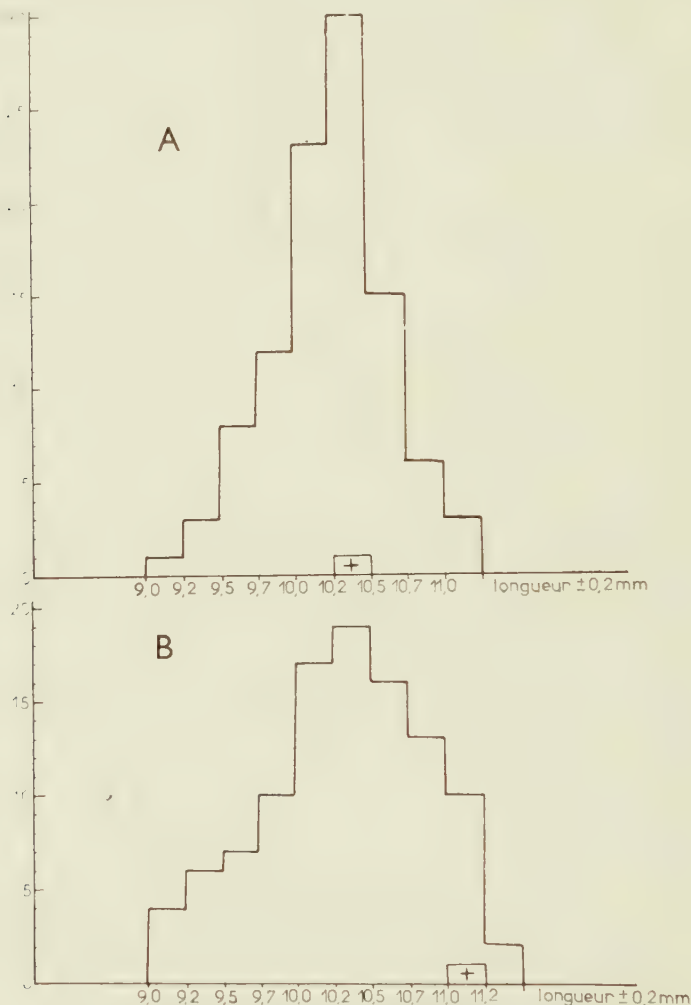


Fig. 20. — A. Histogramme des ouvrières d'un nid de quatrième année (104); B. Histogramme des fondatrices d'un nid de dernière année (101). (Sur chaque histogramme, la croix indique la taille de la reine).

Pour éliminer la possibilité d'allongement de l'abdomen des reines en période de ponte, nous avons comparé la taille des femelles écloses dans un nid de dernière année (= futures fondatrices) à celle des femelles écloses dans un nid d'un an plus jeune (= futures ouvrières). Les mesures ont été faites juste après l'éclosion imaginale, donc en période de repos ovarien. Les histogrammes obtenus (fig. 20) sont très comparables et nous indiquent que, pour

des populations équivalentes, les tailles élevées ne sont pas plus fréquentes, par rapport aux tailles moyennes, dans les nids de dernière année que dans les nids d'un an plus jeunes.

Ouvrières et fondatrices sont morphologiquement semblables (Pl. IV, fig. 2). Voyons maintenant si, physiologiquement, elles se ressemblent.

B) *Étude physiologique.*

Nous envisagerons, tout d'abord, les ressemblances physiologiques entre reines et ouvrières. Puis, nous traiterons des différences.

a) *Ressemblances.* — a') Les pains d'Abeille mis à la disposition des futures fondatrices sont identiques à ceux qui sont offerts aux ouvrières, tout au moins en ce qui concerne la taille et la nature du pollen. Rien ne nous donne à penser que les fondatrices reçoivent, pendant la vie larvaire, comme c'est le cas pour les reines d'Abeille, une nourriture particulière.

b') Le développement larvaire, que nous avons pu suivre depuis le stade larve adulte jusqu'à l'éclosion imaginal, se fait exactement à la même vitesse, qu'il s'agisse de futures ouvrières ou de futures fondatrices.

c') Ouvrières et fondatrices sont produites à la même époque de l'année; elles parviennent, en même temps, au stade imaginal. Chez *Halictus malachurus*, par contre, les mâles et les futures fondatrices sont produits à une époque déterminée de l'année, après une ou plusieurs couvées d'ouvrières. Reines et ouvrières n'éclosent pas à la même saison. Il est possible qu'un facteur climatique intervienne dans leur différenciation. Ce phénomène se retrouve chez un grand nombre de sociétés annuelles et pérennes (Fourmis, Termites) et donne à penser que l'apparition des sexués dépend en partie des conditions externes auxquelles est soumise la société. Chez la Fourmi *Eciton* (SCHNEIRLA, 1949), une couvée unique, formée de tous les sexués, apparaît, en relation avec le commencement de la saison sèche.

Dans le cas qui nous intéresse, de tels facteurs ne peuvent intervenir puisque les futures fondatrices éclosent à la même saison que les ouvrières.

d') Après l'éclosion, futures fondatrices, comme futures ouvrières, passent l'hiver au repos. Qu'elles éclosent dans des nids jeunes ou des nids vieux, les femelles, qui atteignent l'état imaginal à partir du mois d'août, demeurent dans leurs cellules et y passent l'hiver, inactives et privées de nourriture. Nous avons déterré un nid jeune en hiver : chaque femelle était immobile et engourdie dans sa cellule.

Le repos hivernal que subissent ces femelles correspond à un arrêt du développement : les ovaires ne se développent pas et ne deviennent jamais fonctionnels avant l'hiver.

b) *Différences.* — Trois différences physiologiques importantes subsistent, cependant, entre fondatrices et ouvrières :

- les fondatrices sont fécondées, les ouvrières ne le sont jamais ;
- les fondatrices ont une longévité très supérieure à celle des ouvrières ;
- les fondatrices subissent un développement ovarien.

Nous envisagerons successivement ces trois points.

a) *La fécondation.* — Les fondatrices sont seules fécondées. Les ouvrières ne le sont jamais, et pour cause : les mâles ne sont produits que dans les nids âgés qui, seuls, s'ouvrent à l'automne. La fécondation se produit exclusivement dans les nids ouverts. Seules sont fécondées les femelles produites en même temps que les mâles. Les femelles des nids plus jeunes sont au repos dans des nids bouchés quand apparaissent les mâles. La fécondation n'a pas lieu. Ces ouvrières entrent en activité au printemps, époque à laquelle les mâles sont totalement absents. Une question se pose alors : ces ouvrières sont-elles fécondables ?

Nous avons essayé de faire féconder des femelles récemment écloses prélevées dans un nid jeune, donc des ouvrières, par des mâles sortis de nids vieux. Une telle ouvrière, mise en présence d'un mâle dans un récipient de verre de petites dimensions, attire immédiatement le mâle. Nous avons assisté fréquemment à des tentatives de copulation et même à des copulations mais nous n'avons obtenu la fécondation que dans un nombre très faible de cas. Les mêmes essais en tube ont alors été tentés, cette fois avec des futures fondatrices récemment écloses, prélevées dans leur nid avant la sortie des mâles donc avant l'accouplement : nous n'avons pas obtenu de meilleurs résultats.

Nous avons alors procédé différemment. Nous avons repéré, à l'automne de l'année 1957, un nid, ouvert depuis le 19 septembre, d'où s'échappaient de nombreux mâles. A la même époque, nous avons déterré un nid jeune, fermé, contenant 1 reine, 4 vieilles ouvrières et 24 ouvrières nouvellement écloses. Nous avons marqué 10 de ces jeunes ouvrières. Puis le 25 septembre, à 4 heures de l'après-midi, quand toute activité des mâles avait cessé au-dehors, nous avons introduit ces ouvrières marquées dans le nid ouvert, repéré à l'avance. Les femelles ont, à cette époque de l'année, un phototropisme fortement négatif et un géotropisme positif : elles sont descendues facilement dans le conduit du nid ouvert. L'entrée de ce nid a été, par mesure de précaution, bouché par un tampon d'ouate pendant la nuit suivante. Le lendemain matin, le tampon a été retiré et le nid laissé ouvert.

Le 30 octobre, ce même nid a été déterré. Neuf femelles marquées, sur les 10 qui y avaient été introduites un mois auparavant, ont été retrouvées dans des cellules placées à la partie supérieure du nid, cellules qui devaient appartenir à des mâles morts maintenant. *Cinq de ces femelles, sur 9, étaient fécondées.* Les autres femelles du nid, futures fondatrices, étaient fécondées dans la proportion de $3/4$ de femelles fécondées pour $1/4$ de femelles vierges.

Le fait que des ouvrières, écloses dans un nid fermé, puissent, quand elles sont placées dans les mêmes conditions que de futures fondatrices, être elles-mêmes fécondées, est d'un grand intérêt.

Il arrive fréquemment, d'autre part, que, dans les nids de dernière année, il subsiste à l'automne quelques vieilles ouvrières, âgées, par conséquent, d'un peu plus d'une année (elles sont écloses, l'année précédente, au cours des mois d'août et de septembre). Il se trouve qu'au moment de la fécondation certaines de ces vieilles ouvrières sont fécondées en même temps que les jeunes femelles, futures fondatrices, écloses dans le même nid. Le 9 octobre 1958, 21 vieil-

les ouvrières subsistaient dans un nid ouvert depuis 5 jours. Cinq d'entre elles possédaient, dans leur spermathèque, un petit stock de spermatozoïdes. Le 30 octobre 1957, il restait, dans un autre nid de dernière année ouvert depuis le 19 septembre, 9 vieilles ouvrières dont 6 fécondées. Ainsi les ouvrières, même celles qui sont âgées de plus d'une année entière, sont susceptibles d'être fécondées par les mâles qui vont et viennent dans leurs nids.

b') *La longévité*. — Une différence capitale demeure, cependant, entre fondatrices et ouvrières : la longévité. Alors que les reines peuvent vivre 5 années au moins, les ouvrières ne subsistent qu'une seule année ou, au plus, 15 mois. Toutefois nous avons remarqué que dans les nids de dernière année, les seuls où l'on trouve parfois des ouvrières présentant un certain développement ovarien (cf. p. 379), ces dernières vivaient plus longtemps que leurs sœurs à ovaires atrophiés. Elles présentent, de plus, un certain développement du corps gras. Dans un nid contenant mâles et femelles subsistaient, le 9 octobre 1956, 21 vieilles ouvrières (alors que les pourvoyeuses étaient très nombreuses dans ce nid au printemps). Onze d'entre elles montraient des ovaires longs ou assez longs et un corps gras abondant. Par contre, dans un nid d'avant-dernière année, déterré le 18 octobre 1956, 4 vieilles ouvrières seulement, à ovaires filiformes et sans réserve de corps gras, subsistaient à côté de la reine. La nouvelle descendance du nid comptait 108 ouvrières.

Le 26 septembre 1957, il ne subsistait, dans un nid de quatrième année, que la vieille reine avec ses 50 filles nouvellement écloses. Toutes les vieilles ouvrières étaient mortes. Dans un autre nid, celui-là de troisième année, déterré le même jour que le précédent, nous n'avons pas trouvé non plus de vieilles ouvrières mais seulement une reine et 25 jeunes ouvrières. Le 30 octobre de la même année, soit un peu plus d'un mois plus tard, il restait dans un nid contenant mâles et femelles 9 vieilles ouvrières. Toutes présentaient un certain allongement de leurs ovaires et renfermaient une quantité plus ou moins abondante de corps gras. Les autres ouvrières du même âge, celles qui ne présentaient aucun développement ovarien, étaient déjà mortes à cette date. Il semblerait donc que le fait d'avoir des ovaires développés entraînerait une longévité relativement plus grande des femelles. On peut se demander si les ouvrières, dont le développement ovarien est nul, n'auraient pas, de ce fait, une vitalité réduite par rapport à celle de la reine et, corrélativement, une durée de vie plus courte. Les ouvrières dont les ovaires se développent auraient une longévité relativement plus grande que les précédentes.

c') *La fécondité*. — Enfin, un dernier point éloigne les fondatrices des ouvrières : les fondatrices, seules, subissent normalement un accroissement et un développement considérable de leurs ovaires et pondent. Dans les nids jeunes, en effet, la reine est seule pondreuse. Les ovaires des ouvrières restent à l'état de repos. Dans les sociétés à forte population qui ne produisent, à l'automne, que des femelles, c'est-à-dire dans les nids d'avant-dernière année, nous n'avons jamais observé, chez les ouvrières, le moindre développement des ovaires. Dans les sociétés de dernière année, ce développement est fréquent. Comment peut-on alors expliquer ce phénomène ? On peut se demander si la reine n'inhibe pas le développement des ovaires chez les ouvrières.

Dans le cas d'un nid vieux, la reine, pour une raison que nous ignorons, n'inhiberait plus également toutes les ouvrières. Quelques-unes d'entre elles présenteraient alors un certain développement des ovaires et seraient capables de pondre des œufs mâles.

Il serait intéressant de savoir comment se comportent les ouvrières d'une société privée de reine. Nous avons déterré, le 13 juillet 1956, un nid vieux, fréquenté au printemps par de nombreuses femelles pourvoyeuses. Ce nid s'est trouvé, par hasard, être un nid orphelin. Les 77 femelles qui en composaient la population totale, au moment du déterrage, ont toutes été disséquées et se sont montrées être vierges. La reine avait dû mourir récemment : les ouvrières présentes dans le nid provenaient d'œufs pondus par elle au cours de l'été précédent. Parmi ces ouvrières :

— 12 présentaient un allongement considérable de leurs ovaires qui portaient des œufs mûrs en grande quantité ; les ovaires de chacune de ces femelles étaient aussi développés que le sont, au moment de la ponte, ceux de la reine d'un nid vieux (fig. 21 *a, b, c*) ;

— 8 autres montraient des ovaires beaucoup moins longs que les précédents mais contenant, cependant, un ou plusieurs œufs mûrs (fig. 21 *d, e, f*) ;

— 17 présentaient un développement ovarien très faible (fig. 21, *g, h, i*) ;

— la majorité des ouvrières du nid, soit 40, rentraient dans le cadre des ouvrières normales ; leurs ovaires étaient à l'état de repos : courts et non développés (fig. 21 *j, k, l*).

Ce nid orphelin était énorme. Il comptait 590 cellules. Dix étaient vides, 580 renfermaient du couvain. Parmi celles-ci :

221 contenaient des pains d'Abeille ne portant pas d'œuf ;

156 des œufs ;

40 des toutes petites larves (= œufs juste éclos) ;

39 des petites larves ayant entamé le pain d'Abeille ;

76 des larves de toutes tailles en-train de dévorer le pain d'Abeille ;

36 des grosses larves ayant consommé toute la nourriture mise à leur disposition ;

7 des subprénymphes (mâles) ;

5 des prénymphes (mâles).

Il convient de remarquer tout d'abord l'énorme quantité d'œufs frais qui se trouvaient simultanément dans le nid (156) par rapport à la très faible proportion de toutes petites larves (40) ; ensuite l'énorme proportion de pains d'Abeille ne portant pas d'œuf (221) à une période de l'année où la ponte devait normalement tirer à sa fin. En outre, la surface de plusieurs des pains d'Abeille portait une empreinte punctiforme ou légèrement arquée correspondant à celle laissée par la toute jeune larve qui a entamé sa nourriture. Cette empreinte était visible, non seulement sur un certain nombre de pains d'Abeille ne portant pas d'œuf (84, sur un total de 221), mais aussi sur plusieurs autres pourvus d'un œuf (57 sur 156), d'une toute petite larve (8 sur 40) ou d'une petite larve (2 sur 39). Un même pain d'Abeille portait parfois deux ou même trois de ces empreintes.

De plus, alors que l'œuf est pondu normalement sur la face supérieure du pain d'Abeille, légèrement aplatie et concave, il se trouvait que plusieurs pains d'Abeille avaient été retournés de 90°, face convexe à la partie supérieure,

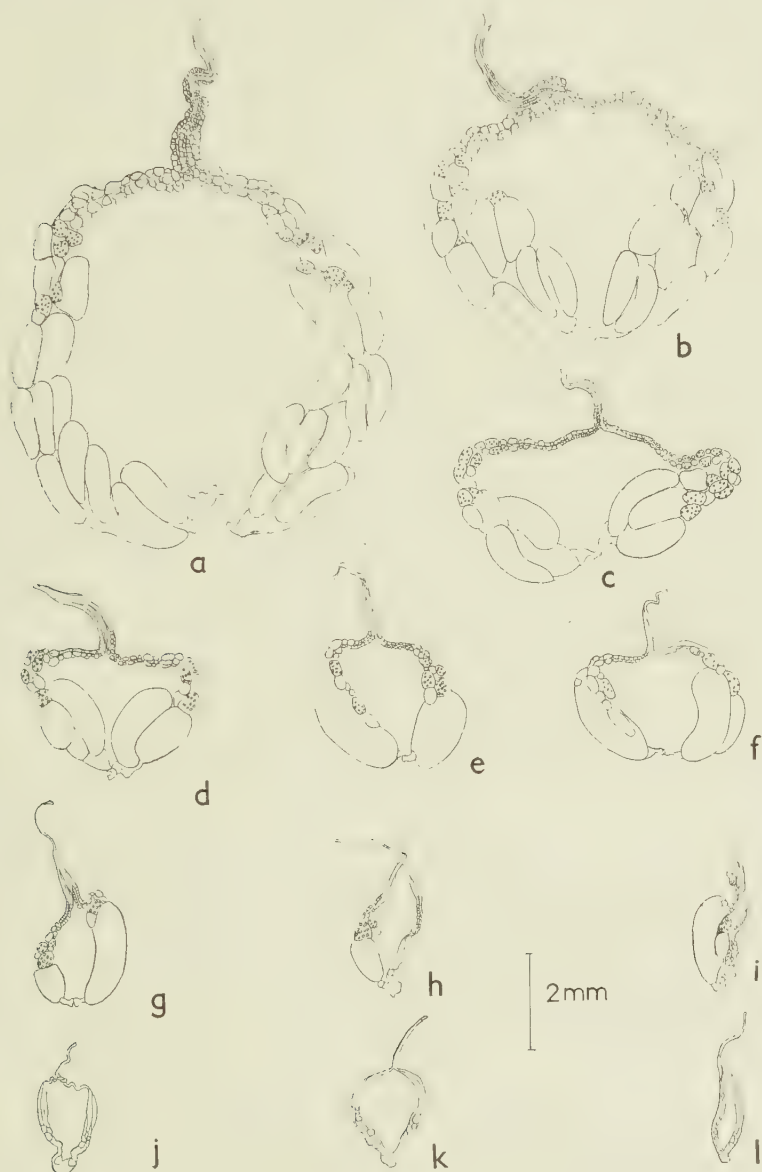


Fig. 21. — Ovaires des ouvrières d'un nid orphelin : *a, b, c*, ovaires choisis parmi les 12 plus développés : *a*, le plus développé ; *b*, taille intermédiaire ; *c*, le moins développé de cette série ; *d, e, f*, ovaires choisis parmi les 8 suivants, beaucoup moins longs que les précédents : *d*, le plus développé ; *e*, taille intermédiaire ; *f*, le moins développé de cette série ; *g, h, i*, ovaires choisis parmi les 17 suivants, présentant un développement très faible : *g*, le plus développé ; *h*, taille intermédiaire ; *i*, le moins développé de cette série ; *j, k, l*, ovaires choisis parmi les 40 derniers : ovaires typiques d'ouvrières.

face concave vers le sol ; l'œuf était déposé sur la face convexe tandis que la face concave portait une empreinte.

Que peut-on conclure de tous ces désordres ? Il semble que la multiplicité des pondeuses ait amené une destruction du couvain. Chaque femelle détruit les œufs qu'elle n'a pas pondus elle-même et les remplace par ses propres œufs. Cela expliquerait l'énorme quantité d'œufs pondus et la faible proportion de toutes petites larves et de stades plus avancés qui ont pu échapper à la destruction par les différentes pondeuses. La présence d'empreintes doubles ou même triples sur un seul pain d'Abeille serait un indice de la destruction successive d'œufs pondus par des femelles différentes. La position aberrante d'un œuf sur la face convexe d'un pain d'Abeille portant une empreinte sur la face concave implique une destruction de l'œuf primitif, un retournement du pain d'Abeille, une nouvelle ponte.

Les ouvrières sont donc capables, tout comme les reines, de subir un accroissement considérable et rapide de leurs ovaires et de devenir pondeuses. Cela nous donne à penser que les ouvrières seraient normalement inhibées par la reine. Cette inhibition serait totale pendant les premières années d'existence d'un nid ; elle s'affaiblirait quand le nid atteint sa dernière année. L'absence de reine permettrait le développement ovarien complet de plusieurs ouvrières. En même temps la multiplicité des pondeuses entraîne une destruction du couvain et donne à l'ensemble du nid un aspect anarchique.

Cette inhibition des ouvrières par la reine pourrait être le résultat d'une action par voie sensorielle périphérique. Nous ne pouvons, dans l'état actuel de nos connaissances, émettre l'hypothèse de la présence d'une ectohormone, produite par la reine, étant donné que la reine n'exerce apparemment sur ses ouvrières aucune attraction (cf. chap. VII).

Remarque. — Ce déblocage des ovaires de plusieurs ouvrières en l'absence de reine, et surtout la possibilité qu'ont les ovaires d'une ouvrière de s'accroître rapidement et de devenir fonctionnels, est remarquable. Dans un nid de première année, ne comptant que quelques cellules, les ovaires de la reine ne subissent, au moment de la ponte, qu'un très faible allongement. Dans un nid de deuxième année, où les œufs pondus sont plus nombreux, les ovaires de la reine subissent un léger allongement. Ce n'est que dans un nid vieux, où les œufs pondus sont très nombreux, que les ovaires de la reine atteignent leur maximum d'accroissement. Or, dans le cas de notre nid orphelin, les ovaires de chacune des 12 premières ouvrières pondeuses ont atteint d'emblée leur développement maximum.

II. — PROBLÈME DES CASTES

A) *Comment se pose le problème des castes chez Halictus marginatus.*

Nous avons, jusqu'à présent, appelé ouvrières l'ensemble des femelles produites, dans les sociétés de *Halictus marginatus*, depuis la première année jusqu'à la dernière exclusivement. Ces femelles demeurent vierges, s'adon-

nent aux travaux de creusement et de récolte et ne vivent qu'une seule année. Elles sont, en fait, des ouvrières fonctionnelles. La comparaison de ces ouvrières avec les fondatrices nous a apporté les données suivantes : l'état social ne s'accompagne, chez l'espèce envisagée, d'aucun polymorphisme morphologique, reines et ouvrières étant apparemment identiques ; physiologiquement, reines et ouvrières ont en commun :

- la nourriture larvaire ;
- la durée du développement ;
- l'époque de leur apparition ;
- le repos hivernal qui suit l'éclosion ;

elles diffèrent par :

- la fécondation : les reines seules sont fécondées, les ouvrières ne le sont pas ; mais celles-ci sont fécondables ;
- la longévité : les reines seules vivent 5 années ; mais les ouvrières qui, la dernière année, subissent un développement de leurs ovaires vivent plus longtemps que leurs sœurs à ovaires atrophiés ;
- la fécondité : les reines seules pondent des œufs ; mais la stérilité des ouvrières n'est pas irréversible.

Pouvons-nous alors véritablement parler d'ouvrières ? *Est-ce que ces ouvrières, loin d'appartenir à une caste distincte de celle des reines, ne constitueraient pas, avec ces dernières, une même et unique catégorie de femelles que les circonstances biologiques différencieraient par la suite ?*

Le problème des castes se pose donc, chez *Halictus marginatus*, sous la forme de l'examen critique de l'existence de castes.

Nous examinerons, dans un premier paragraphe, les faits plaçant en faveur de l'hypothèse d'une absence de castes. Nous envisagerons ensuite ceux qui plaident en faveur de l'existence de castes.

a) 1^{re} hypothèse : absence de castes.

Si les castes n'existent pas, si les différences physiologiques qui séparent les fondatrices des ouvrières ne sont pas irréversibles mais dues aux circonstances particulières auxquelles sont soumis les adultes après leur éclosion, cela signifie que les reines et les ouvrières parviennent à l'état imaginal avec les mêmes potentialités. Cela signifie donc que si l'on place expérimentalement une ouvrière, dès l'éclosion imaginale, dans les conditions mêmes où se trouve placée une reine, cette ouvrière deviendra elle-même une fondatrice, ne différant en rien d'une fondatrice normale.

aⁿ) *Expérience 1.* — Nous avons réalisé récemment l'expérience suivante. Le 6 octobre 1958, nous avons déterré un nid de troisième année. Ce nid, que nous désignerons par la lettre A, contenait une reine et 15 ouvrières au repos dans leurs cellules. Treize de ces ouvrières ont été marquées et introduites, le 9 octobre, dans un nid ouvert d'où s'échappaient de nombreux mâles. Nous désignerons ce deuxième nid par la lettre B. Une expérience précédente (cf. p. 400), nous avait appris que des ouvrières, placées dans de telles conditions, étaient susceptibles d'être fécondées. Les 13 femelles marquées ont été laissées

dans B et y sont demeurées tout l'hiver en compagnie des fondatrices écloses dans ce nid. Le 28 mars 1959, B s'est ouvert sous la forme d'un simple orifice, non entouré de déblais, comme c'est le cas normal pour un nid parvenu au terme de sa croissance : les fondatrices ne creusent pas de nouvelles cellules dans le nid qu'elles vont bientôt quitter mais ne font que l'ouvrir.

Donc, un premier point : aucun déblai de terre n'est apparu à l'entrée de B, manifestant ainsi qu'aucune habitante de ce nid ne s'y était livrée à des travaux de creusement. Rappelons, à ce propos, que le premier travail d'une ouvrière, après le repos hivernal, est le creusement de nouvelles cellules. Les ouvrières ne quittent le nid natal, pour la première fois, et, par conséquent, ne se nourrissent que quand les travaux d'aménagement du nid sont terminés. Les fondatrices, au contraire, dès qu'elles ont percé le conduit de sortie, quittent leur nid et se nourrissent avant d'entreprendre le creusement de leur propre terrier. Le tableau suivant fera ressortir cette différence essentielle entre le comportement d'une ouvrière, issue de A et celui d'une fondatrice, issue de B, lors de leur entrée en activité.

Comportement d'une ouvrière, issue de A :

1° Travaux dans A :

- percement d'un conduit ;
- agrandissement et aménagement de A : sortie de déblais de terre ;
 - creusement de nouvelles cellules ;
 - réfection des anciennes ;
 - vernissage des cellules ;
 - damage du conduit.

2° Sortie :

- vol d'orientation ;
- alimentation ;
- retour dans A ;
- approvisionnement dans A, etc.

Comportement d'une fondatrice, issue de B :

1° Travaux dans B :

- percement d'un conduit ;
(aucun creusement d'où aucune sortie de déblais de terre).

2° Sortie :

- vol d'orientation ;
- alimentation ;
- → retour dans B ;
 - ↘ (suivi tôt ou tard de l'abandon de B) ;
 - abandon de B ;
 - recherche, dans les environs de B, d'un emplacement favorable ;
 - creusement d'un nouveau nid C ;
 - approvisionnement dans C, etc.

Quelques fondatrices ont quitté B, pour la première fois, le 31 mars. Deux femelles marquées ont fait de même. Aucune fondation de nouveau nid n'a eu lieu ce jour là. Nous avons vu rentrer dans B, le soir, les fondatrices et les deux femelles marquées.

Le lendemain, 1^{er} avril, a eu lieu la sortie de nombreuses fondatrices suivie, dans le courant de l'après-midi, de la fondation de plusieurs nids. 7 femelles marquées ont également quitté B ce jour-là. Ce même 1^{er} avril, nous avons aperçu, parmi les fondatrices qui étaient occupées à explorer les environs de B, une femelle marquée qui, comme celles-ci, contournait les obstacles, s'insinuait sous les feuilles mortes, visitait les moindres anfractuosités du terrain. Nous avons cherché à la suivre des yeux, espérant la voir enfin se fixer à un endroit quelconque et entreprendre le creusement d'un terrier. Nous l'avons, finalement, perdue de vue.

Le 2 avril nous avons aperçu, au cours de l'après-midi, une autre femelle marquée qui, parmi la multitude des fondatrices, explorait les environs de B. Nous l'avons capturée et disséquée pour nous assurer qu'elle s'était nourrie, comme le font les fondatrices, avant d'entreprendre le creusement d'un nid, et qu'elle était fécondée : son jabot était rempli de nectar, sa spermathèque bourrée de spermatozoïdes. A la fin de l'après-midi, *nous avons aperçu une femelle marquée d'un point rouge à l'abdomen occupée à creuser un terrier*, à une distance de 1 mètre de B. Nous avons aussitôt repéré cette nouvelle fondation que nous désignerons par la lettre C.

Le 3 avril, un petit tumulus de déblais frais s'était amoncelé à l'entrée de C. A 16 heures, nous avons vu la femelle marquée sortir de C, exécuter autour de ce nid un vol de repérage et disparaître. A 17,20 h., elle est rentrée droit dans C, indiquant clairement qu'elle avait définitivement abandonné B.

Dans la nuit du 3 au 4 avril, de nouveaux déblais se sont amoncélés à l'entrée de C.

Cette expérience est d'un très grand intérêt. Elle nous montre qu'une femelle destinée à devenir ouvrière, placée, dès son éclosion, dans les mêmes conditions qu'une fondatrice, manifeste un comportement typique de fondatrice :

- aucun creusement dans le nid natal ;
- alimentation ;
- recherche d'un emplacement favorable ;
- fondation d'un nid nouveau et abandon définitif du nid natal.*

Il reste cependant, avant de pouvoir affirmer que cette femelle ne se distingue en rien d'une fondatrice, à suivre la destinée du nid qu'elle a fondé.

Si des pourvoyeuses s'échappent de C au printemps 1960, nous pourrions en conclure que la femelle marquée, tout comme une fondatrice, a pondu, en juin 1959, des œufs femelles. Or, si cette femelle marquée était restée dans son nid d'origine, âgé de 3 ans, elle serait demeurée stérile.

Si des pourvoyeuses s'échappent de C au printemps 1961, nous pourrions en conclure que la femelle marquée a pondu 2 séries successives d'œufs femelles (1^{re} série en juin 1959, 2^e série en juin 1960, les femelles de cette dernière série ne se montrant qu'au printemps 1961), donc qu'elle a déjà acquis une longévité supérieure à celle d'une ouvrière normale. Si, en effet, la femelle marquée conserve sa longévité d'ouvrière, elle mourra cette année (1959), à la fin de l'été ou à l'automne.

Si, enfin, des mâles s'échappent de C dans 5 années et qu'on retrouve, en examinant la population totale de ce nid, la femelle marquée, la preuve sera faite que cette femelle est bel et bien devenue reine du fait des circonstances. Dans ce cas, et à cette condition, la séparation des femelles de *Halictus marginatus* en reines et ouvrières ne correspondrait nullement à une différence essentielle entre ces deux types de femelles. Elle ne pourrait que rendre compte de leurs fonctions particulières, celles-ci étant liées aux circonstances biologiques auxquelles sont soumises les femelles au cours de leur vie. Les castes n'existeraient pas chez l'espèce considérée, au sens où le mot caste est pris communément, impliquant des différences physiologiques irréversibles.

Quelles peuvent donc être les circonstances qui induisent le comportement particulier des femelles, après leur naissance, dans le sens ouvrière ou dans le sens reine ? Futures ouvrières et futures reines se trouvent placées, au moment de leur éclosion, dans les mêmes conditions : en présence d'une reine, leur mère, et dans des nids fermés, à cette différence près que les reines naissent dans des nids contenant déjà des mâles. Mais, avant l'ouverture du nid, aucune fécondation ne survient dans un nid contenant des adultes mâles et femelles.

Puis, tandis que le nid contenant de futures ouvrières demeure fermé, celui qui contient de futures fondatrices s'ouvre à l'automne. Est-ce cette ouverture du nid qui suffit, à elle seule, à susciter le comportement particulier des fondatrices ? Il semble que non. Si un nid vieux s'ouvre à l'automne et que la fécondation ne s'y produise pas, les femelles que renferme ce nid ne manifestent pas un comportement de fondatrices (cf. expérience 2, p. 409).

Dès que le nid est ouvert, les mâles s'en échappent puis, après s'être alimentés, fécondent les femelles demeurant dans le nid natal. Là s'introduit une différence fondamentale entre futures ouvrières et futures fondatrices : ces dernières sont seules fécondées. RAYMENT qui a étudié, en Australie, la biologie de *Halictus dimorphus* Raym. suppose que le « sexual urge » est le facteur qui détermine le départ de la femelle fécondée du nid natal et la fondation d'une nouvelle société. Pour lui, les femelles vierges qui manquent d'un tel « sexual urge » accroissent simplement le nombre de cellules du nid natal et restent à domicile.

Après la fécondation, le nid se ferme et les futures fondatrices passent l'hiver dans le nid natal, tout comme le font les ouvrières. Au printemps, les ouvrières qui entreprennent, dans le nid même où elles sont nées, des travaux de creusement, sont en compagnie de leur mère, seule femelle fécondée du nid. Les fondatrices, au contraire, sont privées de leur mère (qui, vraisemblablement, a dû mourir à la fin de l'automne ou en hiver). On pourrait penser qu'une ouvrière demeure au nid natal parce qu'elle est liée à sa mère. Or, nous le verrons au chapitre VII, une ouvrière est liée au nid qu'elle repère lors de sa première sortie, donc au nid natal, et non à sa mère. Si ce n'est pas la présence de la mère qui retient au nid ses femelles-filles on ne peut invoquer l'absence de mère comme cause du départ des fondatrices. Si donc nous ne pouvons affirmer, avant d'avoir contrôlé ce fait de façon rigoureuse, que la fécondation suscite seule le comportement particulier des fondatrices, il nous

semble, cependant, qu'elle joue un rôle prépondérant dans la détermination d'une femelle dans le sens ouvrière ou dans le sens fondatrice. L'expérience 1 ci-dessus relatée, si elle est incomplète, nous montre quelle action profonde peuvent avoir certains phénomènes biologiques sur le comportement d'un Insecte. Elle nous indique que le comportement de fondation n'est pas déterminé à la mue imaginale.

b") *Expérience 2.* — L'expérience inverse de la précédente s'est trouvée, en 1957, réalisée spontanément. A la suite du mauvais temps qui a marqué la saison 1956, il s'est produit un retard considérable dans le cycle de l'espèce, qui a particulièrement affecté le développement du couvain. Quand les nids vieux ont commencé à s'ouvrir, à la fin de septembre, une partie seulement des mâles étaient parvenus à l'état imaginal ; les femelles se trouvaient encore à l'état de nymphes. Un nid de quatrième année ne renfermait, le 18 octobre, que 6 femelles écloses ; les 103 femelles restantes n'avaient pas dépassé le stade nymphal. Une conséquence de ce retard dans l'éclosion des adultes a été l'absence de fécondation dans les nids ouverts. Malheureusement, la mort de nombreuses femelles, qui a accompagné ce phénomène, nous a empêché de suivre l'évolution de ces nids ouverts : la plupart, en effet, ont péri et n'ont pas reparu au printemps suivant. L'un d'entre eux, cependant, d'où s'étaient échappés des mâles à l'automne précédent, a survécu et s'est ouvert au printemps. Sa population était très faible, vraisemblablement par suite de l'importante mortalité des femelles. Six femelles ont été marquées dans ce nid, alors qu'elles l'approvisionnaient en pollen. Le 25 juillet, le nid a été déterré. Il ne contenait plus qu'une seule femelle, non marquée. Des 6 autres femelles il n'y avait pas trace. Le couvain était représenté par 3 nymphes mâles et 4 prénymphe qui ont été élevées et ont toutes donné des mâles. L'unique femelle du nid, longue de 11 millimètres, a été disséquée ; elle présentait toutes les caractéristiques d'une reine : abondant corps gras, ovaires assez épais, ayant fonctionné. Elle était vraisemblablement la pondeuse du nid, mais sa spermathèque était vide. Elle n'avait pas été fécondée. Comment interpréter cette situation ? Il semble plausible que les 7 femelles présentes dans le nid au printemps aient été de futures fondatrices. Par suite des conditions défavorables évoquées plus haut, toutes sont demeurées vierges. N'ayant pas été fécondées, elles sont restées attachées à leur ancien nid malgré l'absence de fondatrice. Six d'entre elles l'ont approvisionné en pains d'Abeille, comme l'auraient fait de simples ouvrières. La septième a joué le rôle de reine mais, n'étant pas fécondée, n'a pu donner naissance qu'à des mâles. Trois faits se dégagent de cet exemple :

1) les femelles futures fondatrices, qui ne sont pas fécondées, ne fondent pas de nid pour leur propre compte mais demeurent, malgré l'absence de leur mère, dans le nid natal où elles assument les travaux de creusement et d'approvisionnement ;

2) le comportement particulier des fondatrices n'est pas imputable à la seule ouverture du nid : les 7 femelles, si elles n'ont pas été fécondées, sont écloses dans un nid ouvert ; or elles n'ont pas quitté ce nid au printemps ;

3) en l'absence de reine véritable, dans le cas d'un nid peu peuplé, l'une des femelles se spécialise dans la ponte et joue le rôle de reine : elle ne participe pas aux travaux de récolte. Et cependant, comme ses sœurs, elle est vierge.

Remarque. — On pourrait penser que cette reine, vierge, n'est en réalité que la vieille reine qui a produit, l'année précédente, des mâles et des femelles et qui se trouve encore en vie mais a épuisé son stock de spermatozoïdes. Il n'en est rien. La très faible longueur des ovaires de la jeune reine infirme cette hypothèse.

b) 2° hypothèse : existence de castes.

On ne peut toutefois passer sous silence une hypothèse qui laisserait aux femelles produites dans les nids jeunes leur valeur d'ouvrières. Il n'est pas impossible, *a priori*, qu'une reine produise, avant la dernière année et à côté des ouvrières, un certain pourcentage de fondatrices-filles qui demeureraient vierges. Les femelles qui, dans l'exemple du nid orphelin, deviennent pondeuses, comme celles qui, appartenant à un nid vieux, subissent normalement et en présence de leur mère un certain développement ovarien, pourraient être des fondatrices non fécondées produites un an avant l'apparition des mâles, en même temps que des ouvrières. Elles seraient capables de pondre des œufs mâles. On pourrait alors penser que, dans un nid de dernière année, le pourcentage des fondatrices croît, celui des ouvrières diminue. Nous avons vu que si, dans un nid vieux, examiné après la fécondation, la majorité des femelles étaient fécondées, un petit nombre d'entre elles demeureraient vierges ($1/4$ de vierges pour $3/4$ de fécondées dans un exemple précis). On pourrait interpréter ce quart de femelles vierges comme étant constitué d'ouvrières. Cette hypothèse peut être concrétisée sous la forme d'un tableau :

Nid d'avant-dernière année (fermé)	reine A → nombreuses ouvrières	+ quelques fondatrices-filles non fécondées
Nid de dernière année (ouvert)	reine A → quelques ouvrières	+ nombreuses fondatrices-filles fécondées + mâles

Les mâles seraient produits à la fois par la reine et par les fondatrices-filles non fécondées. La longévité plus grande des vierges-pondeuses tiendrait au fait qu'elles sont des fondatrices. Dans le cadre de cette hypothèse les ouvrières, morphologiquement semblables aux fondatrices, n'en constitueraient pas moins une caste de femelles essentiellement et irréversiblement distinctes des fondatrices par leur physiologie. Elles seraient, en effet, vierges, infécondables, stériles, à courte durée de vie. Seules les fondatrices-filles, fécondées ou non, pourraient pondre des œufs.

Mais rien ne nous permet de vérifier une semblable hypothèse. Dans l'expérience des femelles d'un nid jeune introduites dans un nid ouvert à l'automne (cf. p. 400) on pourrait penser que les 5 femelles qui ont été fécondées étaient des fondatrices, les 4 autres des ouvrières. Or il semble qu'on ne puisse pousser si loin les choses. Ces 9 femelles avaient été prélevées dans un nid de troisième année comptant, à l'automne, 24 femelles, et rien ne permet de supposer, dans un nid de cet âge, l'existence de fondatrices-filles.

De même, l'ouvrière marquée qui, sous nos yeux, a fondé un nid nouveau et ses sœurs qui, sorties du nid B, ont manifesté un comportement typique de fondatrices (cf. p. 407) provenaient, les unes et les autres, d'un nid de troisième année. Un tel nid ne contient vraisemblablement pas de fondatrices. Ou alors c'est la notion et la définition même d'une fondatrice qui est remise en question. Enfin une telle hypothèse ne rend compte, en aucune façon, de l'expérience 2 relatée ci-dessus (cf. p. 409) : celle des fondatrices qui, en l'absence de fécondation, manifestent un comportement d'ouvrières.

c) *Comparaison avec les autres sociétés d'Insectes.*

a') *Polymorphisme.* — *Halictus marginatus* est une espèce sociale chez laquelle ouvrières et fondatrices remplissent des fonctions différentes mais ne se distinguent par aucun polymorphisme morphologique. Si nous passons en revue les diverses sociétés d'Insectes : Bourdons, Guêpes, Abeilles, Fourmis, Termites, nous voyons que le polymorphisme y est de règle. Il est particulièrement développé chez les Fourmis et les Termites. Il est peu accentué chez certaines Guêpes et certains Bourdons : il se traduit seulement, chez les ouvrières, par une taille plus réduite que celle de la reine. Chez *Halictus malachurus*, nous l'avons vu, les femelles *longulus* se distinguent des fondatrices par leur taille plus petite et certains détails morphologiques. Quelques sociétés existent où le polymorphisme est absent :

— chez *Polistes gallicus*, les castes sont à peu près uniquement fonctionnelles ;

— chez *Belonogaster junceus* (Guêpe africaine), la société est formée de femelles toutes semblables et fécondes ;

— chez *Icaria* (Guêpe), les castes sont à peine indiquées ; un petit nombre de femelles, identiques aux autres extérieurement, ont les ovaires plus ou moins atrophiés ;

— chez *Allodape* (Apide), la société est peu évoluée : les premières filles écloses aident la mère, mais ces filles sont des femelles normales.

Halictus marginatus vient s'ajouter à cette liste. La société qu'il constitue ne peut toutefois être rapprochée des trois sociétés précédemment énumérées : chez *Belonogaster* la société est polygyne ; chez *Icaria*, des intermédiaires existent entre femelles à ovaires développés et femelles à ovaires atrophiés ; chez *Allodape*, la société, annuelle, résulte du travail en commun de la mère et de ses premières filles. Or la société de *Halictus marginatus* est toujours monogyne, pérenne, et, si reines et ouvrières ne sont pas morphologiquement distinctes, la reine seule a des ovaires développés (1). Quant à la société de *Polistes gallicus*, elle diffère de la précédente en ce qu'elle est annuelle et que le comportement particulier des fondatrices et des ouvrières est déjà et irrévocablement déterminé à l'éclosion imaginale.

Le polymorphisme n'est pas lié à la vie sociale. Si, comme dans les exem-

(1) Des exceptions à cette règle surviennent lors de la dernière année de vie d'une société.

ples précédents, des sociétés existent où le polymorphisme est absent, de nombreuses espèces non sociales sont atteintes par le polymorphisme (*Analges clavipes* Acarien, *Papilio dardanus* Lépidoptère, *Biorhiza pallida* (Cynipide), *Zorotypes* (Zoraptère), *Litomastix* (Hyménoptère), Béthylides, Dytiques, etc.) (PICARD, 1933). Ce que l'on peut dire, c'est que le polymorphisme, accompagné de stérilité, trouve, dans la vie sociale, un milieu favorable à son maintien. D'autre part, le polymorphisme n'évolue pas forcément parallèlement à la complexité de la vie sociale.

La société de *Halictus marginatus*, à l'encontre de la plupart des sociétés d'Insectes, y compris de celles de *Halictus*, n'a pas évolué dans le sens d'une différenciation polymorphique des castes.

b') *Déterminisme des castes*. — Chez les Insectes sociaux, l'origine des castes est soit génétique : son déterminisme est alors chromosomique, soit épigénétique : son déterminisme est alors blastogénétique ou trophogénétique ; il est blastogénétique s'il survient dans l'œuf, il est trophogénétique s'il survient chez la larve.

Comme exemple de déterminisme génétique nous pouvons citer *Melipona* (KERR, 1950). Chez cet Apide, fondatrices et ouvrières, quoique distinctes par la forme, sont de même taille et éclosent de cellules identiques qui sont réparties au hasard. La fréquence des reines par rapport aux ouvrières étant de 1/4 chez une espèce et de 1/8 chez les autres, KERR pense que ces reines sont hétérozygotes respectivement pour 2 ou 3 allèles et en conclut à un déterminisme génétique des castes. Ceci est une simple hypothèse qui n'a pas reçu confirmation.

Il est possible qu'une évolution vers un déterminisme génétique des castes soit apparue chez les Termites supérieurs, car il est connu que quelques espèces de *Termitidæ* forment leurs soldats à partir d'un sexe et leurs ouvriers à partir d'un autre (NOIROT, 1954 et 1955). Il semble qu'il y ait là substitution progressive d'un mécanisme génétique à un déterminisme primitivement épigénétique.

D'autre part, il peut y avoir détermination de la caste dans l'œuf mais non génétique. L'origine de la caste est alors blastogénétique. C'est le cas de certaines Fourmis : les œufs de *Formica rufa rufopratensis minor* Gosswald (= *rufa*) donnent des fondatrices s'ils mûrissent en hiver et des ouvrières s'ils le font en été (BIER, 1952-1954) ; mais les premiers, s'ils sont sous-alimentés à l'état larvaire, donnent des ouvrières, les seconds, s'ils sont élevés par *Formica rufa pratensis* (= *pratensis*), donnent des fondatrices. BIER a montré que les œufs d'hiver renfermaient beaucoup plus d'acide ribonucléique que les œufs d'été. De tels facteurs blastogénétiques détermineraient la caste chez *rufa*.

Chez un grand nombre d'Insectes, l'origine de la caste est trophogénétique. C'est, en particulier, le cas de l'Abeille : les larves de reines reçoivent en abondance de la gelée royale tandis que les larves d'ouvrières sont rationnées au bout de 3 jours : la gelée royale est alors diluée avec du miel et du pollen. C'est aussi le cas de *Polistes gallicus* (DELEURANCE, 1952) : une basse température agissant par l'intermédiaire des Guêpes nourrices favorise la formation

des ouvrières, une température élevée, celle des fondatrices ; de plus les fondatrices seules subissent une diapause. Il en est vraisemblablement de même pour les autres Guêpes. Chez les *Bombus*, la caste est principalement une question de taille et de diapause. On pense que la caste est déterminée par la valeur de la nourriture chez *Trigona* et *Lestrimellita* (*Meliponidæ*) : les reines naissent de grandes cellules abondamment approvisionnées. Chez les Termites inférieurs : *Calotermitidæ*, *Termopsidæ* (NOIROT, 1952), on pense que l'origine des castes est trophogénétique, les soldats et les pseudergates étant issus tous deux de la lignée des sexués.

Chez les Fourmis, on connaît également plusieurs exemples de déterminisme trophogénétique.

Rares sont donc les cas chez lesquels un déterminisme génétique ait été prouvé de façon certaine. La question de l'origine et du déterminisme des castes reste, actuellement, controversée.

Le cas de *Halictus marginatus* est particulier. Il semble qu'une influence trophogénétique quantitative ne puisse intervenir dans ce cas précis où reines et ouvrières ne se distinguent par aucune différence de taille. On ne peut toutefois pas éliminer la possibilité d'une influence trophogénétique qualitative : les cellules restant constamment ouvertes permettent d'éventuels échanges adultes-larves, échanges qui pourraient être de nature particulière dans le cas des nids vieux. Nous n'avons, évidemment, jamais pu observer de tels phénomènes. Cette hypothèse nous semble peu vraisemblable. Le problème est de savoir si reines et ouvrières ne sont pas prédéterminées, c'est-à-dire génétiquement différentes, ou si, au contraire, elles sont identiques et naissent avec les mêmes potentialités : dans ce dernier cas, la séparation entre reines et ouvrières, qui se produirait à l'état imaginal, serait strictement circonstancielle, c'est-à-dire liée aux circonstances biologiques qui accompagnent l'apparition des adultes.

B) Conclusion.

Notre conclusion sera la suivante. Plutôt que de croire à une absence de castes chez *Halictus marginatus*, position qui ne rendrait pas compte des différences fonctionnelles et physiologiques profondes qui séparent, dans les conditions normales, les reines des ouvrières (cf. p. 399), nous estimons que les castes existent mais qu'elles ne seraient déterminées qu'après l'éclosion imaginale. La conséquence logique de cette détermination tardive se traduit par l'absence totale de polymorphisme morphologique entre reines et ouvrières.

Dans l'hypothèse génétique, les caractères différentiels des castes sont déterminés dans les chromosomes. Le polymorphisme traduit une différence essentielle, irréversible entre les diverses castes.

Dans l'hypothèse épigénétique, les caractères différentiels des castes sont déterminés soit dans l'œuf (influence cytoplasmique), soit au stade larvaire, soit plus tardivement : chez les Termites inférieurs, les soldats, issus de la lignée des sexués, se forment à partir d'animaux d'un stade d'autant plus

avancé que la colonie est plus vieille (NOIROT, 1952); chez les Termites supérieurs, il semble que tout individu encore capable de muer ait conservé la potentialité soldat qu'il peut réaliser avec plus ou moins de facilité (NOIROT, 1955); la détermination des soldats est donc tardive.

Dans les cas d'épigénèse, le polymorphisme ne traduit pas de différence essentielle entre les diverses castes. On peut, expérimentalement, jouer sur ce polymorphisme et transformer, en temps voulu, les individus d'une caste en individus d'une autre caste.

Chez *Halictus marginatus*, la détermination des castes serait épigénétique et se produirait encore plus tardivement que chez les Termites : elle ne surviendrait, en effet, qu'après l'éclosion imaginale. Elle ne s'accompagnerait donc pas de polymorphisme morphologique puisqu'elle affecterait des adultes primitivement identiques. Elle résulterait de facteurs biologiques agissant sur les adultes. Parmi ces facteurs, il en est deux qui nous paraissent déterminants : la fécondation et l'action inhibitrice exercée par la reine sur ses filles. La fécondation induirait le comportement particulier des reines : abandon du nid d'origine, construction d'un nid nouveau, etc. tandis que l'action inhibitrice qu'exercerait la reine sur ses filles empêcherait le développement de leurs ovaires et diminuerait leur longévité.

Ainsi le comportement de fondation ne serait pas déterminé à la mue imaginale. Les femelles naîtraient morphologiquement et physiologiquement semblables et ne seraient différenciées fonctionnellement que par la suite.

Si nous ne pouvons, dans l'état actuel de nos connaissances, trancher définitivement la question du déterminisme des castes chez *Halictus marginatus*, rappelons toutefois qu'un certain nombre de faits plaident en faveur de cette interprétation.

La portière. — Au problème des castes peut être rattaché celui de la portière. Chez diverses espèces sociales du genre *Halictus*, en effet, on signale la présence d'une « portière » ou « gardienne » ou « concierge » ou « sentinelle ». Il s'agit d'une femelle qui, de sa tête, obstrue l'orifice d'entrée du nid. Lorsque les pourvoyeuses d'un nid ainsi gardé veulent en sortir ou y rentrer, la portière, d'un mouvement rapide, se recule : le conduit s'élargit en retrait de l'orifice d'entrée et permet le passage simultané de deux femelles ; puis elle reprend son poste. FABRE, en 1903, nous donne de la portière de *Halictus zebrus* (= *scabiosæ*) une description imagée : « Que peut être cet obturateur qui, descendant ou montant dans le cylindre du puits à la manière d'un piston, ouvre et clôt le logis à chaque départ, à chaque arrivée ? C'est un Halicte, devenu concierge de l'établissement. »

WALCKENAER (1817) signale la présence d'une portière chez *Halictus terebrator* — *calceatus* (AURIVILLIUS 1895), chez *Halictus longulus* (TORKA 1913) chez l'espèce *maculatus*. STÖCKHERT (1923) compare la concierge de *Halictus malachurus* à une « soupape » qui s'abaisse automatiquement puis remonte et bouche l'entrée du nid. D'après lui, la portière est la reine du nid mais il arrive souvent que de jeunes femelles d'été montent la garde, sans doute en se relayant. Pour BONELLI (1948), la reine *malachurus* n'est jamais

la gardienne du nid. Cet auteur nous communique le résultat de ses observations :

- la garde est assurée par deux ouvrières qui se remplacent toutes les 4 minutes;
- le couple de garde est lui-même remplacé, au bout d'un certain temps, par un autre couple.

Nous avons nous-même toujours observé la présence d'une femelle *longulus* à l'entrée des nids de *malachurus*. Par contre, chez *Halictus scabiosæ*, nous avons constaté que la gardienne était généralement la fondatrice du nid. Quand éclosent les premières femelles d'été, la fondatrice cumule les fonctions de gardienne et de pondeuse.

Les Insectes étrangers ne peuvent s'introduire dans des nids ainsi gardés : ils sont aussitôt mis en fuite par la portière qui, parfois, les menace et, dans certains cas, fonce sur eux. Toutefois les Sphécodes, qui sont les principaux ennemis des Halictes, parviennent à tuer la gardienne et à s'introduire dans le nid qu'elle défend. Une portière ainsi exterminée est généralement remplacée par une autre femelle. Les récits relatant les combats entre Sphécodes et Halictes sont nombreux. Les auteurs anciens, FERTON (1890, 1898, 1901-1912), MARCHAL (1890) vantaient le courage des pauvres Halictes, qui, toujours, succombaient dans le combat. Ces récits se rapportent, généralement, à *Halictus malachurus*.

Nous n'avons jamais observé de portières à l'entrée des nids de *Halictus marginatus*. GROZDANIC (1956), cependant, signale leur présence dans cette même espèce : « Ce qui est encore caractéristique de ce nid, c'est qu'une garde se trouvait constamment à l'entrée et laissait passer les femelles pourvoyeuses, qu'elles sortent du nid ou qu'elles y rentrent. » Il arrive fréquemment qu'une ouvrière, avant de prendre son vol, demeure un certain temps à l'entrée de son terrier. Sa tête s'encadre alors dans l'orifice situé à la partie supérieure de la cheminée. Mais l'Insecte qui se trouve dans cette situation finit par s'envoler ; aucun autre ne le remplace : l'accès au nid demeure libre. Une portière se recule pour livrer passage aux pourvoyeuses qui quittent le nid ou qui rentrent au nid puis reprend aussitôt son poste : nous n'avons jamais observé chose semblable chez *Halictus marginatus*.

Si l'on introduit une paille dans l'entrée d'un nid de *Halictus malachurus* ou de *Halictus scabiosæ* à un moment où, par aventure, la portière n'occupe pas son poste de guet, et que l'on agite cette paille dans le conduit, on perçoit aussitôt un bourdonnement et la portière apparaît à l'entrée du nid. La même expérience appliquée à *Halictus marginatus* ne donne aucun résultat : dans cette espèce aucune femelle n'est préposée à la garde du nid.

Notons que, dans le cas d'un nid de *Halictus marginatus* âgé de plusieurs années, la population est telle que la galerie d'accès au nid n'est jamais laissée libre : les pourvoyeuses y circulent continuellement. Par contre un nid de première année est exposé à de grands dangers : danger de capture par une autre fondatrice, danger d'intrusion par un parasite quelconque, en particulier par un *Sphécodes*. Les Sphécodes, très nombreux au moment de la

fondation des nids, cherchent inlassablement à pénétrer dans les terriers pour y déposer leurs œufs. Ceux qui parasitent *Halictus marginatus* appartiennent à l'espèce *ruficrus* Erichson (= *atrohirtus* Pérez). Ils ressemblent singulièrement à leurs hôtes : même taille, tête beaucoup plus large que longue, corps massif. Une fois de plus on constate une ressemblance entre parasite et espèce parasitée.

Contrairement à ce qui se produit chez plusieurs espèces sociales du genre *Halictus*, aucun membre de la société n'assume, chez *Halictus marginatus*, la garde du nid.

CHAPITRE VII

ESSAI D'ANALYSE DES FACTEURS DE MISE EN SOCIÉTÉ

I. — DEGRÉ DE FERMETURE DE LA SOCIÉTÉ

La famille est, chez les Hyménoptères, à la base de la formation des sociétés. Cela ne veut pas dire, comme l'a précisé GRASSÉ en 1952, que la famille suffise à créer une société. L'attraction mutuelle s'exerçant, non seulement entre parents et descendants, mais entre tous les individus de la société, est la condition nécessaire à l'établissement d'une véritable communauté d'Insectes.

Dès 1892, VERHOEFF, dans un travail sur *Halictus quadricinctus*, insiste sur le caractère familial des sociétés et ajoute : « les vraies sociétés ne laissent, la plupart du temps, pas entrer d'étrangers, fussent-ils de la même espèce ». Ce fait a été démontré à maintes reprises chez les sociétés d'Hyménoptères. Une Abeille étrangère introduite dans une ruche, une Fourmi n'ayant pas l'« odeur du nid » ne sont généralement pas tolérées par leurs compagnes. La fermeture de la société, ou intolérance de ses membres vis-à-vis d'individus étrangers appartenant à la même espèce mais à des sociétés différentes, caractérise les sociétés supérieures. Elle présente des degrés divers. Nous avons cherché à savoir quel était le degré de fermeture d'une société de *Halictus marginatus*, pensant ainsi obtenir quelque lumière sur la nature des liens maintenant unies entre elles les diverses femelles d'un même nid. Rappelons que, chez *Halictus marginatus*, toute société comporte, au printemps, une reine et un nombre variable d'ouvrières qui sont ses filles (1). Nous sommes donc, comme c'est le cas général, en présence d'une société familiale. Nous avons réalisé l'expérience suivante :

Cinq ouvrières ont été prélevées, le 3 avril 1958, dans un nid de troisième année où les travaux de creusement venaient de commencer. Quelques déblais de terre s'étaient, en effet, amoncelés à l'entrée de ce nid, que nous désignerons par la lettre A. Aucun Insecte ne s'était encore montré, aucun n'avait donc repéré son nid. Les 5 ouvrières de A ont été conservées à 15°, sans nourriture et à l'obscurité. Le 9 avril, après avoir été préalablement marquées, elles ont été introduites dans un nid de troisième année, le nid B, récemment

(1) Nous faisons volontairement abstraction du cas du nid de première année qui représente une phase solitaire précédant la naissance de la société. La société n'est constituée qu'après l'éclosion des premières femelles-filles.

ouvert, dont les habitantes, pas plus que celles du nid A, n'étaient encore sorties : elles creusaient des cellules nouvelles. Les cinq ouvrières de A sont descendues facilement dans B à cette époque de l'année où leur phototropisme est négatif.

Les travaux de creusement se sont poursuivis normalement dans B. Une observation continue des allées et venues des ouvrières, sortant à reculons des déblais de terre, nous a permis de constater que les ouvrières marquées, tout comme les autres, prenaient part aux travaux de creusement dans leur nid d'adoption. Plus tard, les ouvrières marquées ont participé à l'approvisionnement en pollen de B et se sont comportées exactement comme les autres pourvoyeuses de ce nid.

Donc, des ouvrières appartenant à un nid A, si elles sont introduites dans un nid B avant la sortie printanière, se comportent comme si elles étaient nées dans le nid B. Elles ont, cependant, passé l'hiver dans leur nid natal en compagnie de leur mère, avec leurs sœurs, écloses en même temps qu'elles. Or elles sont parfaitement tolérées par les habitantes d'un nid différent du leur, ayant, également, passé l'hiver dans leur nid natal en compagnie de leur mère et de leurs sœurs. Pareille adoption ne peut se produire une fois l'approvisionnement commencé, car les ouvrières ont alors repéré leur propre nid et y retournent.

II. — ÉTUDE DES LIENS SOCIAUX EXISTANT ENTRE LES DIVERS MEMBRES D'UNE SOCIÉTÉ

L'expérience ci-dessus exposée nous donne à méditer sur la nature des liens qui maintiennent unies les ouvrières appartenant à une même société et nous incite à rechercher les facteurs qui ont pu contribuer à l'instauration de la vie sociale chez l'espèce envisagée.

A) *Le nid.*

Nous envisagerons, tout d'abord, le rôle joué par le nid commun. Pour une femelle demeurée vierge, c'est-à-dire pour une ouvrière, la première activité, après le repos hivernal, est une activité de creusement. Le creusement s'effectue dans le nid même où l'ouvrière est née. Il précède la sortie de l'ouvrière. L'ouvrière qui creuse et prépare ainsi de nouvelles cellules ne « connaît » pas le nid dans lequel elle se trouve. Elle ne l'a, en aucune manière, repéré puisque, née à la fin de l'été dans un nid fermé, elle ne sort pas avant de passer l'hiver et entreprend, dès l'éveil, un travail souterrain. Il n'est donc pas étonnant, au premier abord, qu'une ouvrière, capturée pendant l'activité de creusement et introduite expérimentalement dans un nid autre que le sien, poursuive son activité dans ce nouveau nid qu'elle ne « reconnaît » pas plus que le premier. Quand vient l'époque de la sortie, l'ouvrière repère le nid d'où elle s'échappe et y retourne. Il semble qu'elle adopte le nid repéré lors de sa première sortie. Ce nid est, évidemment, dans les conditions natu-

relles, le nid natal. Il est commun à toutes les ouvrières qui y sont écloses et à leur mère, qui l'a fondé.

Le rôle joué par le nid commun auquel sont, en quelque sorte, liées les ouvrières qui y sont nées, semble très important dans l'établissement de la vie sociale chez *Halictus marginatus*.

B) *La tolérance réciproque.*

Dans l'expérience précédente, des individus adultes issus de deux sociétés différentes manifestent une parfaite « tolérance réciproque ». Si grande est cette tolérance réciproque que l'on peut se demander si celle qui s'exerce entre individus appartenant à des sociétés différentes n'est pas du même ordre que celle qui existe entre individus issus d'une même société. Dans ce dernier cas, les membres constitutifs d'une société ne seraient pas liés entre eux par une véritable inter-attraction mais, bien plus, par le jeu d'une tolérance réciproque s'exerçant entre des individus réunis dans un nid commun. Cette tolérance s'appliquerait aussi bien à des ouvrières issues d'une même mère qu'à des ouvrières d'origines diverses.

C *La reine.*

Nous avons déjà attiré l'attention (cf. p. 389) sur le fait que la reine, mise dans un récipient quelconque, à l'abri de la lumière, en compagnie de ses filles, n'était pas l'objet de soins particuliers de la part de ces dernières et ne les attirait aucunement. On peut toutefois penser, comme c'est le cas pour la reine d'Abeille, que la fondatrice joue un rôle important dans la coordination des activités des ouvrières et qu'elle constitue un lien social puissant entre les diverses ouvrières du nid. Rappelons que, dans la ruche, la reine d'Abeille est un facteur fondamental de l'activité nourricière et thermique. L'activité normale d'ouvrières d'Abeille privées de reine se trouve complètement perturbée.

L'expérience décrite plus haut nous montre que, chez *Halictus marginatus*, les ouvrières d'un nid A ne sont pas liées de façon étroite à leur mère puisqu'elles reprennent immédiatement leur travail quand elles sont transplantées dans un nid B, habité par une autre reine, et qu'elles sont parfaitement tolérées par cette dernière. Les ouvrières semblent plus fortement liées à leur nid qu'à leur mère.

Mais on peut objecter que les ouvrières, pour manifester leur comportement normal, doivent se trouver en présence d'une reine, sinon de leur propre reine. Les ouvrières de A, transplantées dans B, se sont trouvées en présence de la reine B.

Nous avons la preuve que la présence d'une reine n'est pas indispensable au déclenchement du comportement d'une ouvrière. Plusieurs ouvrières ont été prélevées de leur nid natal avant leur première sortie et gardées à 15°, à l'obscurité. Deux d'entre elles ont été introduites expérimentalement, le 8 mai,

dans un nid de première année dont la fondatrice avait été capturée tandis qu'elle se livrait à la récolte du pollen. Le nid en question, récemment fondé, comprenait donc quelques cellules dans lesquelles la fondatrice avait commencé à amasser du pollen. L'une des ouvrières, introduite dans ce nid à 8,30 h., l'a quitté dès 11,30 h., l'a repéré longuement et, après s'être vraisemblablement nourrie, y est rentrée tout droit. Le lendemain, *elle a commencé à amasser activement du pollen dans ce nid*, alors qu'aucune reine ne s'y trouvait. Nous n'avons malheureusement pas pu suivre jusqu'à son terme cette expérience, le nid ayant été pillé et trouvé vide quand, un mois plus tard, nous l'avons déterré.

En conclusion, cette expérience préliminaire d'introduction de femelles étrangères dans un nid, qui demande à être complétée et contrôlée par plusieurs autres essais, nous montre que :

- la société de *Halictus marginatus* n'est pas une société fermée ;
- les liens sociaux existant entre les divers membres d'une société sont lâches : l'ouvrière semble peu liée à ses compagnes, peu liée à sa mère, la reine du nid. Elle serait, par contre, fortement liée au nid qu'elle a repéré lors de sa première sortie, c'est-à-dire au nid natal. De plus les individus qui composent une même société manifestent entre eux une parfaite tolérance réciproque.

La vie sociale pourrait s'être instaurée, chez *Halictus marginatus*, grâce à l'acquisition, par la reine, d'une longévité qui la fait survivre à l'éclosion de plusieurs couvées successives d'ouvrières et grâce à la permanence de ces ouvrières dans le nid natal. Cette permanence est rendue possible grâce à la parfaite tolérance réciproque s'exerçant entre des individus qui demeurent liés au nid repéré lors de leur première sortie, donc au nid natal.

III. — LA SOCIÉTÉ DE *HALICTUS MARGINATUS* EST-ELLE UNE SOCIÉTÉ SUPÉRIEURE ?

Les facteurs essentiels à la réalisation d'une société supérieure véritable sont, d'après LE MASNE (1952) :

A) Une certaine durée de vie des individus féconds et leur cohabitation avec leurs descendants adultes. Cette condition se trouve pleinement réalisée chez *Halictus marginatus*. La société s'y trouve constituée dès la naissance des premières femelles-filles.

B) Le développement de la tolérance réciproque. Il survient, nous l'avons vu, chez *Halictus marginatus*, rendant possible la cohabitation de divers individus dans un même nid.

C) L'apparition de l'attraction mutuelle. Elle semble absente, dans le cas de *Halictus marginatus*. Si l'on place dans un récipient, à l'abri de la lumière, les divers membres d'une même société de l'espèce considérée, ceux-ci n'ont aucune tendance à se grouper en un ou plusieurs amas comme

c'est le cas chez les Fourmis ou les Termites. La reine n'attire pas les ouvrières et les ouvrières ne s'attirent pas entre elles. Si l'on répète la même expérience en utilisant un récipient dont le fond est occupé par de la terre, chaque femelle s'enterre isolément en un point quelconque du récipient. Il n'est pas impossible que l'attraction mutuelle existe mais ne s'exerce qu'à l'intérieur du nid. Nous n'avons alors aucun moyen de la mettre en évidence.

D) La régulation des actes individuels permettant une activité collective coordonnée.

La régulation se manifeste, en particulier, dans la construction d'un nid commun : chaque ouvrière est capable de reprendre et de poursuivre un travail commencé par une autre. Cette aptitude à la régulation entraîne-t-elle une coordination des actes individuels dans l'exécution d'une œuvre collective ?

« La coordination nous apparaît comme le produit d'une harmonisation des actes par des mécanismes automatiques, fonctionnant selon le schéma stimulus-réponse, dans lequel le stimulus est un certain acte accompli par un individu et la réponse un acte en rapport avec la stimulation. Réciproquement le dernier acteur, par son action même, devient un stimulus à l'égard de ses compagnons (GRASSÉ, 1952). »

Prenons l'exemple de l'édification du conduit d'entrée d'un nid de *Halictus marginatus*. Le premier travail qu'exécutent au printemps les ouvrières ayant hiverné en commun dans un nid souterrain est le forage d'une galerie qui les relie à l'extérieur. Par cette galerie sera évacuée la terre résultant du creusement des cellules nouvelles. Or cette galerie, ou conduit d'entrée, est unique pour un nid donné. Elle est l'œuvre de plusieurs ouvrières qui, vraisemblablement, se relayent dans sa construction, chacune poussant un peu plus loin le creusement accompli par la précédente.

Pouvons-nous dire qu'il y ait là coordination, dans le sens de coopération coordonnée ? Cela laisserait supposer l'existence d'une représentation commune aux individus qui construisent, chacun percevant le travail accompli par le précédent et le poursuivant dans un sens déterminé. L'unicité du nid entraînerait ainsi nécessairement l'unicité du conduit de sortie. Pour tenter de répondre à cette question, nous signalerons le fait suivant : le 31 mars 1956, alors que les travaux de creusement venaient de commencer dans les nids, nous avons déterré et rapporté au laboratoire une motte de terre renfermant un nid vieux (fig. 22 a). Pour éviter de transporter une masse trop pesante, nous avons retiré de la partie supérieure de la motte une calotte de terre de 25 centimètres de haut. La motte, ainsi amputée, est restée sur une table, au laboratoire, pendant plusieurs jours. Les travaux de creusement se sont poursuivis dans le nid ainsi déplacé. Le conduit commun s'est trouvé supprimé, en même temps que la calotte de terre. Ce sont les extrémités sectionnées des conduits secondaires, au nombre de 5, qui se sont trouvées affleurer à la surface de la motte (fig. 22 b). Les Insectes qui travaillaient dans le nid ont charrié la terre à travers les divers conduits secondaires jusqu'à leur rencontre

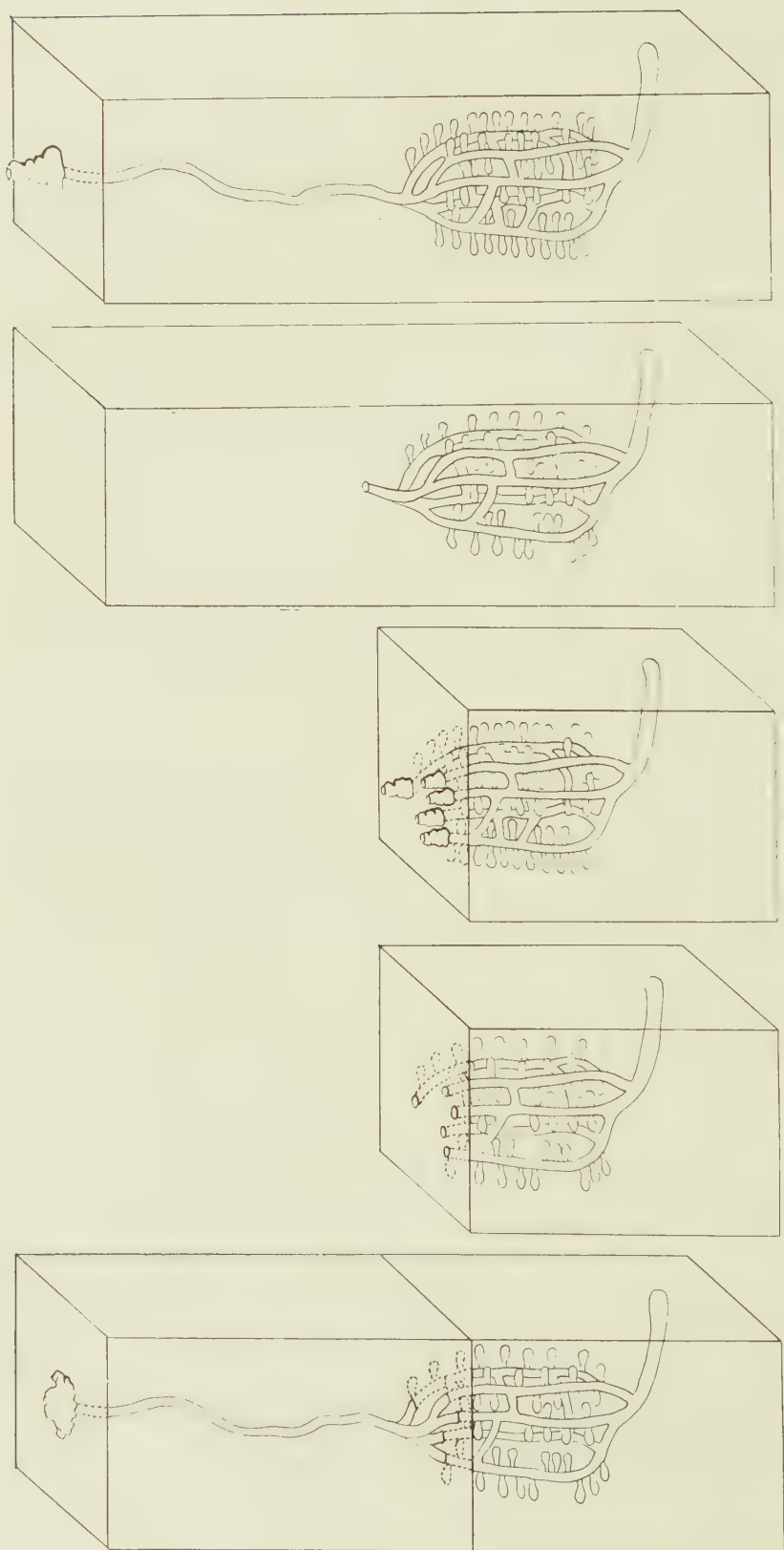


Fig. 22. — Schéma de l'édification du conduit d'entrée d'un nid après le repos hivernal :
a, b, c, cas expérimental faisant apparaître des ébauches multiples de conduits ; d, e, cas normal où l'ébauche de conduit est unique.

avec l'air libre. Là, ils l'ont déposée. De la sorte se sont édifiées peu à peu 5 cheminées, nettement séparées les unes des autres (fig. 22 *c*). Chacune représentait le point d'aboutissement de l'un des conduits secondaires. Ces conduits secondaires étaient reliés entre eux par d'autres conduits transversaux. Les ouvrières ne se sont donc pas trouvées réparties en 5 groupes isolés : elles pouvaient librement communiquer les unes avec les autres.

Il semble donc que le conduit unique n'ait pas de valeur morphologique particulière. Le nid ne serait pas perçu par chaque ouvrière comme une unité intégrée, un ensemble, bien que sa construction résulte des activités complémentaires de toutes les ouvrières. S'il en était autrement, on peut penser que, dans l'observation précédente, les ouvrières auraient rétabli l'unicité du conduit.

Dans ce cas, la coopération existe, certes, mais elle semble indirecte. Chaque ouvrière poursuit le travail commencé comme si elle continuait le sien propre. La coopération se limiterait donc à l'achèvement du travail ébauché tel qu'il se présente à chaque instant, quelle que soit la nature de l'ébauche. Dans le cas normal, l'ébauche du conduit est unique (fig. 22 *d*). Le résultat des activités des diverses ouvrières est la formation d'un conduit unique (fig. 22 *e*). Dans le cas de notre observation, les ébauches sont multiples. Chaque ouvrière a poursuivi son travail là où elle s'est trouvée.

Nous pouvons en conclure que, dans ce cas précis, il n'intervient pas de coordination véritable mais plutôt une coopération harmonisée par voie indirecte.

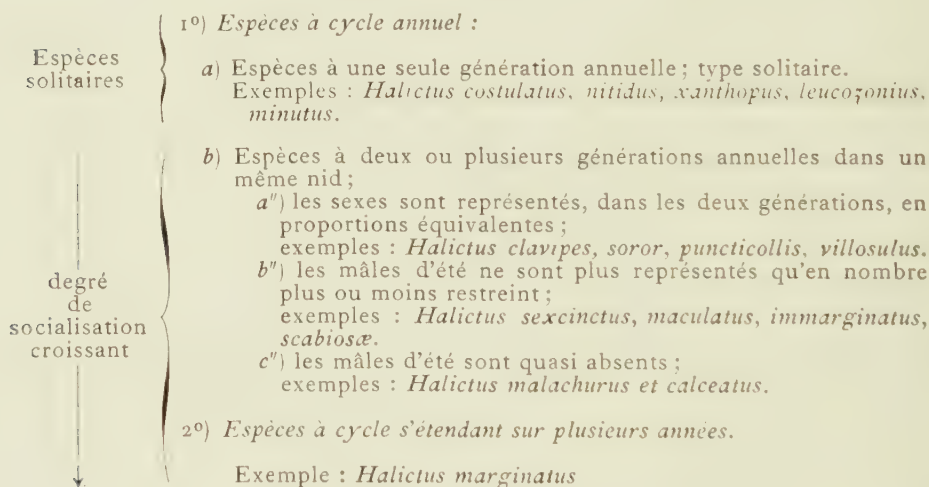
La longévité de la reine et sa cohabitation avec ses descendants, rendue possible grâce à la tolérance réciproque s'exerçant entre des individus qui demeurent liés au nid natal, entraînent donc la formation d'une société permanente. Cette société ne semble pas, cependant, pouvoir être classée parmi les sociétés supérieures du fait de l'absence d'inter-attraction entre les divers membres de la société et de coordination réelle dans leurs activités.

CONCLUSION

Essayons de voir quelle place occupe *Halictus marginatus* parmi les autres Halictes. Nous le comparerons ensuite aux Hyménoptères sociaux.

Reprenons le tableau de classification des espèces du genre *Halictus* basé sur leur degré de socialisation. Nous constatons qu'il faut créer, pour *Halictus marginatus*, une nouvelle subdivision. L'ancienne classification n'intéressait que des espèces à cycle annuel. Or *Halictus marginatus* constitue une société pérenne.

Ainsi peut être complété l'ancien classement des Halictes :



En même temps, *Halictus marginatus* se trouve placé, dans le tableau ci-dessus, à l'extrémité de la flèche indiquant un degré de socialisation croissant : notons que l'élimination des mâles, non plus des mâles d'été, mais de ceux qui surviennent avant la production des fondatrices, est encore plus poussée chez *Halictus marginatus* que chez *Halictus malachurus*.

Halictus malachurus a été souvent, à juste titre, comparé au genre *Bombus*. L'un et l'autre ont, en commun, un certain nombre de caractères : apparition des deux sexes à l'automne ; mort des mâles avant l'hiver ; repos hivernal des femelles fécondées ; production de femelles d'été, ou ouvrières, plus petites que leur mère, à organes génitaux atrophiés mais capables de pondre quelques œufs mâles ; présence d'une gardienne à l'entrée du nid.

Halictus marginatus diffère de *Halictus malachurus*, donc des *Bombus*, par un point capital : l'acquisition, par la reine, de la longévité, qui entraîne la

pérennité de la société. La société de *Halictus marginatus*, parvenue à son maximum de croissance, est plus peuplée que celle de *malachurus*. Nous avons dénombré 580 cellules renfermant du couvain dans un nid vieux. GROZDANIC en a compté jusqu'à 676. Pour ce qui est de *Halictus malachurus*, la population maximum est de 40 pour STÖCKHERT, 98 pour LEGEWIE, 120 pour NOLL.

Fonctionnellement, les castes sont plus tranchées chez *marginatus* que chez *malachurus* : chez la première, aucune ouvrière ne subit de développement ovarien avant la dernière année de vie de la société ; chez la seconde on trouve, dès la première production de femelles d'été un certain pourcentage d'ovaires développés ; ce pourcentage s'accroît et atteint 25 pour 100 (BONELLI, 1948) lors de la deuxième production de femelles *longulus*.

Mais *Halictus malachurus* présente deux particularités qui n'existent pas chez l'espèce *marginatus* : le polymorphisme des castes, la présence d'une gardienne.

Malgré ces divergences, on peut cependant établir un parallèle grossier entre les cycles biologiques des deux espèces considérées : il se passe en 5 années, chez *Halictus marginatus*, ce qui se produit en un an chez *Halictus malachurus* à savoir la production, par une reine fécondée une fois pour toutes, de couvées successives d'ouvrières, puis d'une couvée unique, finale, de mâles et de futures fondatrices.

STÖCKHERT disait du genre *Halictus* : « Il est bien visible que l'ensemble du genre *Halictus* se trouve dans une période d'évolution très rapide et ne présente donc pas beaucoup d'unité dans ses caractéristiques biologiques. » C'est précisément cette absence d'unité qui fait l'intérêt de ce genre, intérêt qui est d'ailleurs reconnu de nos jours : au cours de ces dernières années, l'étude biologique des Halictes a été entreprise dans tous les coins du monde : en Australie par RAYMENT, au Brésil par MICHENER et LANGE, au Japon par SAKAGAMI et HAYASHIDA, en Yougoslavie par GROZDANIC. Certains ont décrit les mœurs d'espèces sociales : nous résumerons ici leurs travaux.

1° RAYMENT, 1955, Australie. Il décrit la biologie de *Halictus dimorphus*, espèce présentant 3 générations distinctes :

a) génération de printemps :

elle comprend des femelles vierges joliment colorées : la tête et le thorax sont d'un vert métallique lustré, l'abdomen et les pattes sont abricot ;

b) génération d'été :

elle est bisexuée, constituée de mâles et de femelles noirs comme jais qui, après l'accouplement, quittent le nid parental pour fonder de nouvelles colonies ;

c) génération d'automne :

elle est constituée de femelles vierges noires ; leur progéniture, qui hiverne, émergera au printemps sous forme de vierges colorées.

Pour RAYMENT, les vierges de printemps produisent à la fois des mâles et des femelles. Quant aux vierges d'automne, elles donnent naissance aux vierges de printemps. Pour affirmer des faits qui nous paraissent aussi choquants,

l'auteur s'appuie sur ARMBRUSTER (1916) et LEGEWIE (1922) dont les idées ont été démontrées erronées et ne sont absolument plus retenues en France aujourd'hui. Malgré cette interprétation, sujette à caution, RAYMENT nous fait connaître une espèce sociale atteinte par un polymorphisme morphologique très accentué portant principalement sur la couleur des téguments et accessoirement sur certains détails morphologiques (appendice triangulaire du labre). L'auteur décrit une deuxième espèce sociale : *Chloralictus erythrurus* présentant le même polymorphisme. Ces deux espèces, qui sont annuelles, ont donc évolué dans le sens de l'acquisition d'un polymorphisme très accentué.

2° MICHENER, 1956 ; MICHENER et LANGE, 1958, Brésil. Il nous propose un classement des Halictes, depuis les solitaires jusqu'aux sociaux, établi sur la division du travail et les castes.

a) Espèces solitaires :

a') *Chloralictus opacus* Moure.

Chaque nid est occupé par une seule femelle : il n'y a pas de division du travail.

b') *Paroxystoglossa andromache* Schrottky.

Chaque nid est construit par une seule femelle ; occasionnellement deux femelles habitent ensemble.

c') *Neocorynura polybioides* Ducke.

Le cas où deux femelles habitent ensemble est peut-être plus fréquent que dans l'exemple précédent.

b) Espèces semi-sociales :

a') *Pseudagapostemon divaricatus* Vachal, *Cænaugochlora curticeps* Vachal, *Habralictus canaliculatus* Moure (?)

Plusieurs femelles cohabitent dans un même terrier. Toutes sont fécondées et pondeuses. La division du travail est possible. Chaque femelle construit et approvisionne ses propres cellules. L'une garde l'entrée du nid : ce n'est pas toujours la même.

b') *Augochloropsis sparsilis* Vachal, *Augochlorella aurata* Smith, *Augochlora semiramis* Schrottky.

La division du travail est plus importante. Les femelles sont toutes fécondées mais 1 ou 2 pondent tandis que 2 ou 3 amassent le pollen. Une femelle (généralement pas une pondeuse) garde l'entrée du nid. La division du travail n'est que temporaire. Les castes manquent.

c' *Augochlora michaelis* Vachal, *Pseudaugochlora nigromarginata* Spinola, *Megommation insigne* Smith.

A côté des femelles fécondées on trouve quelques rares individus non fécondés : ils font la plupart des travaux de récolte. Ils ont la même taille que les femelles fécondées.

c) Espèces sociales :

a') *Chloralictus rhytidophorus* Moure.

Il apparaît chez cette espèce des castes que l'on peut distinguer. Tous les

intermédiaires existent entre reines à ovaires très développés et ouvrières à ovaires atrophiés :

groupe A = femelles fécondées, ovaires développés, les 6 ou la plupart des ovarioles renflés : reines ;

groupe B = femelles fécondées, ovaires incomplètement développés, 1 seul ovariole renflé : reines ;

groupe C = femelles vierges, 1 ovocyte ou 2 : ouvrières pouvant donner un mâle ;

groupe D = femelles fécondées, ovaires atrophiés : ouvrières fécondées ;

groupe E = femelles vierges, ovaires atrophiés : ouvrières typiques.

Les reines sont, en moyenne, plus grandes que les ouvrières. Elles ne survivent pas pendant tout l'été mais sont remplacées par d'autres reines une ou plusieurs fois au cours d'un même été. Les mâles sont produits pendant toute la saison d'activité mais en nombre plus restreint que les femelles. Les cellules renfermant le couvain sont toujours fermées. Chaque nid renferme en moyenne 4 individus ; le maximum observé est de 11.

b') *Chloralictus stultus* Cresson.

C'est l'espèce la plus sociale. Les reines survivent pendant tout l'été. Il y a généralement production d'ouvrières au printemps et en été ; les mâles et les nouvelles reines apparaissent à l'automne. Cependant quelques mâles éclosent pendant les mois d'été. Chaque nid renferme 12 individus au plus.

Les observations concernant la biologie des espèces nommées dans cette classification sont insuffisantes et, dans l'ensemble, peu précises. Il semble qu'avant de chercher à établir un classement des Abeilles, basé sur la division du travail et les castes, il faille connaître la biologie particulière des espèces envisagées. Quoi qu'il en soit, l'espèce la plus sociale décrite par l'auteur, *Chloralictus stultus*, est à peine parvenue au stade *malachurus* : les œufs ne sont pas produits par couvées distinctes mais continuellement ; de plus les sociétés sont beaucoup moins peuplées que celles de *malachurus*.

3° SAKAGAMI et HAYASHIDA, 1958, Japon. Dans une courte « note préliminaire », ces auteurs nous rapportent, de façon claire, les grands traits de la biologie de *Halictus duplex* Dalla Torre :

a) les premiers adultes éclos sont surtout des femelles (44 femelles pour 4 mâles) de taille inférieure à celle de leur mère ;

b) ces femelles d'été, ou au moins quelques-unes, restent au nid et aident leur mère ; celle-ci survit pendant toute la saison ;

c) les nids renferment, au printemps, de 3 à 5 cellules, en été, de 4 à 7 en moyenne mais souvent plus de 20 et parfois jusqu'à 39 ;

d) les adultes d'été émergent à la mi-août ; le sex ratio est de $\frac{1}{1}$; les femelles sont plus grandes que celles d'été ;

e) l'accouplement n'a pas été observé mais doit se produire au-dehors car on voit rarement les mâles dans les nids après l'éclosion ; les femelles fécondées hivernent dans le nid natal ou ailleurs.

Mis à part la conformation du nid, qui ressemble à celui de *Halictus quadricinctus*, *Halictus duplex*, espèce indubitablement sociale, est du type *malachurus* : ses femelles d'été ou ouvrières sont statistiquement plus petites que leur mère et infécondées ; leurs ovaires ne sont généralement pas développés.

Si nous laissons de côté le cas de *Halictus dimorphus*, qui est assez particulier, nous pouvons remarquer que les sociétés de *Halictus* actuellement connues s'apparentent à l'espèce *malachurus*, donc aux *Bombus*. *Halictus marginatus* demeure, à l'intérieur du genre *Halictus*, la seule espèce sociale pérenne dans laquelle n'intervient aucun polymorphisme morphologique.

Nous le comparerons maintenant aux autres sociétés d'Hyménoptères.

Par sa longévité, *Halictus marginatus* ressemble à *Apis*. Il constitue, en cela, un type de société supérieur à celui des Bourdons et des Guêpes. En outre, la spécialisation de la reine *marginatus* dans la ponte et sa vie de réclusion, dès la constitution de la société, sont autant de points communs entre elle et l'Abeille (1). On sait de plus, grâce aux découvertes de RÖSCH (1925 et 1930), que les Abeilles ouvrières changent de fonctions au cours de leur vie individuelle selon un rythme parfaitement régulier. A partir du 6^e jour suivant sa sortie du cocon, l'ouvrière assume les fonctions de nourrice ; elle sécrète alors la gelée royale et la distribue aux larves, cela pendant 4 à 5 jours. Ensuite, elle devient cirière et construit les rayons. Après le 18^e jour elle butine au-dehors. Chaque ouvrière assume donc successivement les fonctions de nourrice, cirière et butineuse.

Chez *Halictus marginatus*, de même, chaque ouvrière est d'abord bâtisseuse, puis butineuse, après quoi elle demeure au nid. Nous ne savons pas quelle fonction elle assume alors jusqu'à sa mort : il est possible qu'elle réhumecte de temps à autre les pains d'Abeille (chaque pain d'Abeille, rappelons-le, ne reçoit l'œuf qu'environ 1 mois après sa confection) ; nous ignorons tout d'éventuels rapports ouvrières-couvain et ne pouvons que constater l'ouverture permanente des cellules.

Les ouvrières d'*Apis* sont produites tout au long de l'année. Elles entrent donc en activité à des moments différents. Il s'ensuit qu'à chaque instant on trouve simultanément dans une ruche des ouvrières d'âges différents, s'adonnant à des tâches diverses : les unes sont nourrices, d'autres sont cirières, d'autres enfin butineuses. Chez *Halictus marginatus*, les ouvrières éclosent toutes à une même période de l'année. Après le repos hivernal, toutes entrent en activité en même temps. Il s'ensuit qu'à chaque instant on ne trouve simultanément dans un nid que des ouvrières assumant une même tâche : toutes sont bâtisseuses, puis, toutes, butineuses ; elles demeurent enfin toutes au nid.

On peut donc comparer fonctionnellement les ouvrières de *Halictus marginatus* à celles d'*Apis* : les unes comme les autres s'adonnent successivement, au cours de leur vie, à des tâches diverses. La biologie et la physiologie particulière des deux genres sont cause de l'unicité ou de la pluralité des activités des ouvrières à chaque instant.

(1) La reine d'Abeille conserve toutefois la possibilité de voler et de sortir.

Si ces quelques points rapprochent *Halictus marginatus* d'*Apis*, d'autres l'en éloignent considérablement. Le mode de fondation du nid par une seule femelle fécondée est du type Bourdon ou Guêpe. La plupart des fourmilières débutent également par une seule fondatrice. Le problème des castes se pose, enfin, de manière tout à fait nouvelle (cf. chap. VI).

Cette espèce occupe une place à part. Elle est primitive par certains côtés :

- schéma du nid simple,
- développement larvaire lent,
- rapports reine-ouvrières apparemment inexistants,
- absence d'attraction mutuelle entre les individus (?),
- société ouverte à l'intrusion de membres d'autres sociétés,
- absence de polymorphisme morphologique entre reine et ouvrières,
- absence de portière ;

elle est évoluée par d'autres :

- présence d'une reine véritable, seule femelle fécondée, qui se spécialise dans la ponte dès la constitution de la société,
- longévité de la reine,
- pérennité des nids,
- production d'ouvrières chaque année plus nombreuses,
- production périodique de mâles,
- séparation fonctionnelle nette entre ouvrières et fondatrices,
- inhibition des ouvrières par la reine (?) ;

elle réalise un nouveau type de société d'Insectes.

Le genre *Halictus*, qui groupe des espèces de biologies si différentes, ne peut être considéré comme une étape, un stade par lequel sont passées, au cours de leur évolution, nos grandes sociétés actuelles d'Hyménoptères, les Abeilles par exemple. Les divers types de sociétés se sont, en effet, formés indépendamment les uns des autres. Si les tendances sociales existent chez presque tous les Insectes, elles n'ont abouti que dans quelques groupes, empruntant, dans leur évolution, des voies diverses.

Le genre *Halictus*, s'il ne peut donc servir d'échelon dans un tableau généalogique des sociétés d'Insectes, présente une intéressante particularité : il groupe des espèces appartenant à des stades sociaux divers. Il nous montre l'un des chemins qu'ont pu parcourir certaines espèces d'un genre donné, dans leur évolution de l'état solitaire à l'état social. Il nous indique aussi que ce chemin n'est pas unique. Celui qu'a emprunté *Halictus malachurus* a été suivi par plusieurs espèces. *Halictus marginatus* s'est engagé dans une voie différente.

MÉTHODES ET TECHNIQUES

I. — DANS LA NATURE

A) *Marquage des nids.*

Les nids sont marqués au printemps, au moment de leur apparition, à l'aide de petites étiquettes en aluminium percées d'un orifice. Un piton, passé dans cet orifice, est fiché en terre, maintenant l'étiquette en place (fig. 23). Les étiquettes sont peintes de couleurs diverses suivant l'âge du nid marqué. Chacune porte un numéro.

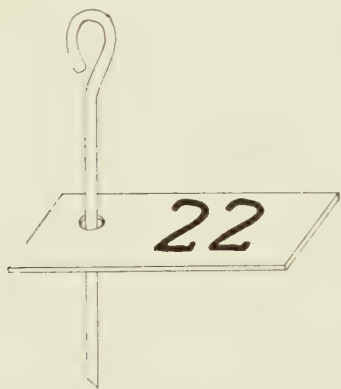


Fig. 23. — Etiquette et piton.

B) *Relevé des nids.*

Chaque nid est reporté sur un plan, à son emplacement exact, et figuré par un petit triangle de couleur variable suivant son âge, accompagné de son numéro. Sur ce plan sont indiqués de façon précise les nids en expérience, les nids déterrés etc. Chaque année, les nids nouveaux sont rajoutés.

C) *Marquage des Insectes dans la nature.*

Le produit utilisé est une peinture cellulosique : la Maquettine. L'application de la peinture se fait au moyen d'allumettes taillées en pointe. Nous avons employé huit couleurs : blanc, rouge, bleu, vert, jaune, orangé, bleu ciel, rose. La figure 24 représente un bloc de bois foré de huit cavités cylin-

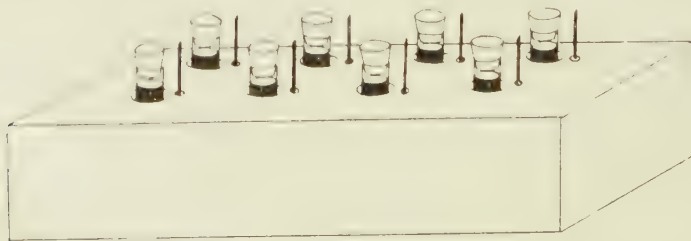


Fig. 24. — Bloc pour marquage d'Insectes dans la nature.

driques dans lesquelles s'encastrent huit petits flacons bouchés renfermant la peinture. Les huit allumettes taillées ont, également, chacune, leur logette particulière. Ce dispositif facilite le marquage des Insectes dans la nature.

Nous avons toujours marqué les Insectes à l'extrémité de l'abdomen, sur les deux tergites postérieurs. A cet endroit, très poilu, la peinture adhère fortement ; de plus l'Insecte ne risque pas de perdre sa marque dans le nid, par frottement contre la paroi, ce qui arrive couramment lorsqu'il est marqué au thorax.

Nous avons marqué les Insectes à leur retour au nid par le procédé suivant : le nid est obturé à l'aide d'une brindille de bois ou de tout autre objet léger ; les Insectes contenus dans le nid peuvent en sortir librement, en soulevant avec la tête l'objet que l'on remet en place après chaque départ ; l'Insecte, à son retour, se pose à proximité de l'entrée de son nid, artificiellement obturé ; il est alors capturé dans un tube de verre court ; on tourne l'ouverture du tube vers le soleil ; on recueille l'Insecte, à sa sortie du tube entre le pouce et l'index de la main gauche (protégée des piqûres par un gant de caoutchouc), on le marque immédiatement à l'abdomen avec la main droite, puis on le lâche. L'opération est très rapide. L'Insecte marqué se présente de nouveau, au bout de quelques minutes, à l'entrée de son nid que, cette fois, on laisse libre.

D) *Piégeage d'Insectes à leur sortie du nid.*

Le dispositif utilisé est dû à A. STEINER. Il s'agit d'un flacon en verre dont le bouchon est traversé par un tube de verre ouvert à ses deux extrémités. Le dispositif est renversé et maintenu en place par un trépied réglable en fil de fer. L'extrémité libre du tube de verre s'applique contre l'orifice d'entrée du nid (fig. 25). Si celui-ci est prolongé au-dehors par une cheminée, il est nécessaire, avant de mettre en place le dispositif, d'imprégner la cheminée de vernis à l'alcool qui durcit en séchant. On peut aussi arracher soigneusement la cheminée (si, par exemple, elle est très haute) et vernir le pourtour de l'orifice d'entrée du nid. Les Insectes, à leur sortie du nid, s'engagent dans le tube de verre et demeurent prisonniers dans le flacon.

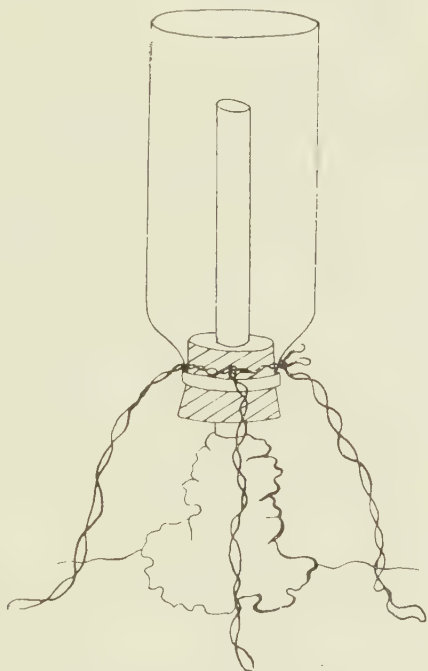


Fig. 25. — Dispositif de capture d'Insectes à leur sortie du nid.

E) *Prélèvement d'un nid.*

Pour examiner la structure d'un nid ou sa population, il convient de rapporter au laboratoire une motte de terre contenant le nid tout entier. Pour prélever cette motte, il faut creuser, sur trois de ses faces latérales, de profondes tranchées (70 centimètres), puis faire une saignée sur la quatrième face latérale qui permette de saper la base de la motte. A l'aide d'une toile que l'on glisse sous la motte on la soulève et la dépose sur un brancard. On la rapporte ensuite au laboratoire. Pour charrier un moindre poids de terre, on peut enlever, à la partie supérieure de la motte, une calotte de terre d'environ 20 centimètres de haut (les cellules n'étant creusées qu'à partir d'une profondeur de 30 centimètres environ).

F) *Moulage de nids* (Pl. VIII et IX).

Le produit utilisé est une dissolution à 20 pour 100 de chlorure de polyvinyle dans l'acétone.

Nous avons opéré de la façon suivante :

- le moulage est fait au printemps, en période d'ouverture des nids ;
- le nid à mouler est, tout d'abord, amputé de sa cheminée puis débarrassé, par piégeage, de ses habitants ou de la majeure partie d'entre eux (la reine demeure toujours dans le nid) ;
- le liquide est introduit, au moyen d'un petit entonnoir, dans une poire en caoutchouc dont on a chassé l'air par pression ; on retire ensuite l'entonnoir et le remplace par un petit tube de verre un peu effilé qui s'adapte exactement à l'entrée du nid ; on injecte le liquide dans le nid par pression sur la poire ;
- on attend deux ou trois jours l'évaporation du solvant ;
- on déterre ensuite la motte incluant le nid moulé ;
- à l'aide d'un jet d'eau à forte pression on met à nu le moulage ainsi réalisé ;
- on enlève la terre qui a pu rester collée au moulage par $\text{SO}_4\text{H}_2 + \text{H}_2\text{O}$;
- on neutralise par une base ;
- on lave à l'eau.

II. — AU LABORATOIRE

A) *Examen du nid.*

La motte qui vient d'être prélevée dans la nature (cf. p. 432) est posée sur une table, au laboratoire, et débitée au couteau par tranches verticales successives.

Remarque. — Les femelles qui se trouvent à l'intérieur du nid au moment où on le détruit ne manifestent, à l'égard de l'homme, aucune agressivité.

Elles s'enfoncent le plus loin possible dans le conduit en faisant entendre un bourdonnement intermittent. Dès qu'une cellule ou une portion de conduit sont mis à nu, les Insectes charrient de la terre et réparent les dégâts. Ils ne cherchent nullement à s'envoler.

Une femelle n'injecte son venin que si elle est, par exemple, serrée entre deux doigts ou emprisonnée dans la main. La piqure est assez peu douloureuse.

B) *Elevage du couvain.*

Le couvain est placé dans des demi-cellules moulées en creux dans un bloc de paraffine (fig. 26).

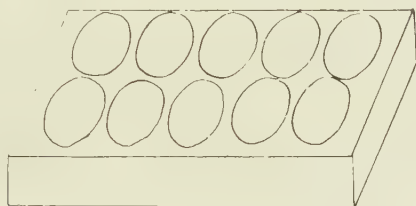


Fig. 26. — Cellules d'élevage du couvain.

C) *Etude anatomique.*

a) *Prélèvement, coloration et montage des ovaires.*

Les ovaires sont prélevés, après dissection de l'abdomen, et montés *in toto* après coloration au carmin boracique :

- bain de 5 minutes dans le carmin boracique ;
- différenciation dans l'alcool chlorhydrique ;
- rinçage à l'alcool à 70° ;
- montage immédiat dans le liquide de Faure.

Ce procédé a le mérite d'être simple et rapide et de renseigner immédiatement sur l'état ovarien des divers membres d'une société.

b) *Examen de la spermathèque.*

- On crève la spermathèque sur une lame dans une toute petite goutte d'eau ; on laisse sécher ;
- on verse 1 goutte de Giemsa R ;
- au bout d'une minute on ajoute 1 goutte d'H₂O ;
- au bout d'une demi-heure on lave par un jet de pissette et on observe au microscope.

Remarque. — Etant donné la taille de la spermathèque, la présence ou l'absence de sperme est parfaitement visible, à la loupe binoculaire, sans la moindre coloration. Une spermathèque remplie de sperme apparaît comme

une goutte de lait. Une spermathèque vierge est entièrement transparente, semblable à une goutte d'eau.

c) *Examen des ailes.*

Les ailes sont prélevées et montées directement dans le liquide de Faure, entre lame et lamelle. L'examen de leur degré d'usure se fait à la loupe binoculaire.

d) *Mensurations.*

Elles ont toujours été faites sur des animaux vivants, endormis au CO_2 , appliqués ventralement sur une feuille de papier millimétré. Les tailles obtenues sont nettement plus grandes que celles qui figurent dans les livres de systématique et qui se rapportent à des exemplaires de collection, dont l'abdomen est toujours rétracté.

(Laboratoire d'Evolution, 105, boulevard Raspail, Paris (6^e)
et Station Biologique des Eyzies, Dordogne).

RÉSUMÉ

Dans l'Introduction, nous énonçons tout d'abord quelques généralités sur le genre *Halictus*, insistant sur sa particularité essentielle : ce genre groupe des formes solitaires et des formes plus ou moins sociales. Puis nous montrons, dans l'histoire de la découverte du caractère social du genre *Halictus*, comment, au cours des temps, les auteurs ont peu à peu pressenti, puis véritablement perçu (STRÖCKHERT, 1923), le caractère social propre à ce genre. Après une classification des espèces, basée sur leur degré de socialisation, nous donnons un résumé de la biologie des espèces sociales françaises.

Le chapitre premier réunit les quelques données bibliographiques ayant trait à la biologie de *Halictus marginatus*. Contrairement à *Halictus malachurus*, l'espèce *marginatus* n'a pratiquement pas été étudiée jusqu'à ce jour.

Le chapitre II concerne la bourgade sur laquelle nous avons poursuivi nos recherches. La première partie traite du biotope, du climat, avec ses conséquences écologiques, et de l'aspect des nids. La deuxième partie décrit l'aspect extérieur de la bourgade au cours de l'année : les femelles sont seules visibles au printemps, quand elles approvisionnent leurs nids en pollen, les mâles seuls visibles à l'automne. Ces deux périodes d'activité, bien tranchées, sont séparées par quatre mois de repos.

Le chapitre III décrit le cycle complet de l'espèce, qui s'étale sur plusieurs années. Chaque nid abrite une société qui débute par une reine seule, se développe grâce à plusieurs productions successives d'ouvrières, meurt lorsqu'apparaissent les femelles qui, fécondées par les mâles éclos en même temps qu'elles, sont à l'origine de nouvelles sociétés et assurent la dispersion de l'espèce.

Le chapitre IV traite de quelques problèmes relatifs aux nids de dernière année : la production des mâles et des femelles dans les nids vieux (il arrive que quelques ouvrières, en plus de la reine, prennent part à la ponte), la prédominance des mâles sur les femelles, la protérandrie, la fécondation des femelles à l'intérieur des nids. Viennent ensuite quelques remarques concernant les mâles : leur ressemblance avec les femelles, leur odeur.

Dans le chapitre V sont soulignés quelques traits particuliers de la biologie et de la physiologie de la reine : sa vie souterraine à partir de la deuxième année, son alimentation pendant sa période de vie souterraine, son cycle ovarien, sa longévité (elle est, au moins, de 5 années), sa fécondation, peu de temps après son éclosion.

Le chapitre VI est consacré au problème des castes. Après avoir montré l'absence de polymorphisme morphologique entre reines et ouvrières, nous

comparons leurs caractères physiologiques : nourriture larvaire, durée du développement, époque d'apparition, repos hivernal, fécondation, longévité, fécondité. Nous concluons à l'existence de castes mais celles-ci ne seraient déterminées qu'après l'éclosion imaginale. C'est un cas d'épigénèse tardive, le seul actuellement connu. La fécondation induirait le comportement particulier des reines tandis que l'action inhibitrice exercée par la reine sur ses filles empêcherait le développement de leurs ovaires et diminuerait leur longévité.

Au chapitre VII sont analysés les facteurs de mise en société chez *Halictus marginatus*. La vie sociale pourrait s'être instaurée grâce à l'acquisition, par la reine, d'une grande longévité et la permanence des ouvrières dans le nid natal. Cette permanence est rendue possible du fait de la parfaite tolérance réciproque s'exerçant entre des individus qui demeurent liés au nid commun.

Nous reprenons, dans la Conclusion, le tableau de classement des *Halictus* donné dans l'Introduction et y incorporons l'espèce *marginatus*. Nous comparons cette espèce aux autres *Halictus* sociaux, étudiés en France et à l'étranger, puis à certains Hyménoptères sociaux. *Halictus marginatus* est la seule espèce sociale monogyne et pérenne chez laquelle n'intervient aucun polymorphisme morphologique. Elle est primitive par certains côtés, évoluée par d'autres. Elle réalise un nouveau type de société d'Insectes.

SUMMARY

The general characteristics of the genus *Halictus* are enumerated in the Introduction. This genus includes both solitary and more or less social forms. An account of the way the social characteristics of the genus were progressively discovered then follows, together with a classification of the species and a summary of the biology of the social species found in France.

The first chapter deals with the scanty bibliographical data that exist on *Halictus marginatus*. This species had not, so far, been properly studied.

The second chapter deals with our observations on the colony. In the first part, its ecological aspects are discussed: biotop, humidity, temperature, etc. In the second part, the external appearance of the colony throughout the year is described. The females are only seen during the spring, when they provide their nests with pollen; the males alone are visible in autumn. In between these two periods of activity, the insects remain inactive for about four months.

The third chapter describes the complete life cycle which spreads out over several years. A society is found in each nest; it starts off with a single queen and develops rapidly due to the production of several generations of workers. The colony dies out when new females emerge: they are fertilized by the males produced in the same brood. In this way the distribution of the species and the origin of new colonies is assured.

The fourth chapter deals with some of the problems related to nests in their last year: production of males and females in old nests (occasionally a few workers, in addition to the queen, participate in the process of egg-laying), predominance of males over females, protandry, fertilization of females inside the nests. Some remarks on the males then follow: their resemblance with the females, their odour.

In the fifth chapter, some particular characters of the biology and physiology of the queen are emphasized: her underground life from the second year onwards, her nourishment during the underground period, her ovarian cycle, her longevity (five years at least), her fertilization occurring soon after eclosion.

The sixth chapter deals with the problem of casts. The absence of anatomical polymorphism between the queen and the workers is first shown; their physiological characters are then compared: larval nourishment, rate of development, time of appearance, hibernation, fertilization, longevity and fecundity. It is believed that the casts do exist, but that they are determined only after the final moult: a case of late epigenesis, the only one known up to date. Fertilization would induce the behaviour particular to the queen whereas an inhibiting action exercised by the queen is probably to be accoun-

ted for in connection with the lack of development of the ovaries and shortened life of her offspring.

In the seventh chapter, the factors influencing the social life of *Halictus marginatus* are analyzed experimentally. Social life has probably become established because of the longevity of the queen and the permanent presence of the workers in the nest. This permanent contact has been made possible by the complete reciprocal tolerance between the individuals which constitute the nest.

In the Conclusion, we repeat the classification of *Halictus* already given in the Introduction and have incorporated the species *marginatus*. We compare it with other social species studied both in France and in other countries, and also with some social Hymenoptera. *Halictus marginatus* is the only social, monogynous and perennial species in which no trace of anatomical polymorphism is to be found. It is primitive in certain aspects and evolved in others. It forms a new type of Insect society.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM (R.), 1913. — Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen. *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat.*, **35**, 1-74.
- ALFKEN (J. D.), 1912. — Die Bienenfauna von Ostpreussen. *Schr. physik. Ges. Königsberg*, **53**, 114-182. — 1913. Die Bienenfauna von Bremen. *Abh. natw. Vor. Bremen*, **22**, 1-220. — 1914. Beitrag zur Kenntnis der Bienenfauna von Algerien. *Mem. Soc. ent. Belg.*, Bruxelles, **22**, 185-237. — 1915. Beitrag zur Bienenfauna von Ostfriesland. *Zeitschr. der naturf. ges. zu Emden*.
- ALLEE (W. C.), 1940. — Concerning the origin of sociality in animals. *Scientia*, **34**, 154-160.
- APTEL (E.), 1931. — Étude sur les nidifications de l'*Halictus malachurus* K. (forma *longulus*) génération d'été. *Bull. Soc. ent. Fr.*, Paris, 210-222.
- ARMBRUSTER (L.), 1913. — Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (*Osmia cornuta* Latr.). Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage und zum Reduktionsproblem. *Archiv für Zellforschung*, **11**, 242-326. — 1916. Zur Phylogenie der Geschlechtsbestimmungsweise bei Bienen. *Zool. Jahrb. Abt. f. Syst.*, **40**, 323-388. — 1923. Beobachtungen zur Fortpflanzungsweise einer Urbiene der Schmalbiene *Halictus*. *Arch. Bienenkunde*, Freiburg i. Br., **5**, 278-305.
- ATWOOD, C. E., 1934. — The genera *Halictus* and *Andrena* in western Nova Scotia. *Canad. J. Res.*, Ottawa, **10**, 199-220.
- AURIVILLIUS (C.), 1896. — Über Zwischenformen zwischen sozialen und solitären Bienen. *Festschrift Lilljeborg*, 67-68.
- BASSINDALE (R.), 1955. — The biology of the Stingless bee *Trigona* (*Hypotrigona*) *gribodoi* Magretti (*Meliponidae*). *Proc. Z. Soc. London*, **125**, 49-86.
- BAUMGARTNER (F.), 1948. — Zweimalige Begattung einer jungen Königin. *Schweiz. Bienen.*, **71**, 26-27.
- BENOIST (R.) et BERLAND (L.), 1935. — Trois cas de gynandromorphisme chez les Hyménoptères aculéates. *Arch. Mus. Hist. nat. Paris* (6), **12**, 435-438.
- BERNARD (F.), 1951. — Les Halictes. *Traité de Zoologie, sous la direction de P.-P. Grassé*. Masson, Paris, vol. **10**, fasc. 2, 1210-1212. — 1952. Le polymorphisme social et son déterminisme chez les Fourmis. *Coll. int. C.N.R.S.*, Paris (1950), **34**, 123-140.
- BIER (K.), 1952. — Beziehungen zwischen Nährzellkerngrösse und Ausbildung ribonukleinsäurehaltiger Strukturen in den Oocyten von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gösswald. *Vehr. dtsh. zool. Ges.*, Leipzig, **24**, 369-374. — 1954. Über den Saisondimorphismus der Oogenese von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gössw. und dessen Bedeutung für die Kasten-determination. *Biol. Zbl.*, Leipzig, **73**, 170-190.
- BISCHOFF (H.), 1927. — *Biologie der Hymenopteren*. Springer, Berlin, 598 p.
- BLÜTHGEN (P.), 1919. — Die *Halictus*-Arten der Sammlung von Prof. Kirschbaum (Wiesbaden). *Jahrb. Nass. Ver. Wiesbaden*, **71**, 191-225. — 1920-1921. Die deutschen Arten der Bienengattung *Halictus* Latr. *Deuts. Ent. Zeitschr.*, Berlin, 81-132 et 267-302. — 1924. Contribución al conocimiento de las especies españolas de *Halictus*. *Mem. real soc. esp. Hist. nat.*, Madrid, **11**, mem. 9°. — 1932. Beiträge zur Synonymie der Bienengattung *Halictus* Latr. *Mitt. deuts. ent. Ges.*, Berlin, **3**, 30-31.
- BOHART (G. E.), 1950. — Observations on the mating habits of halictid bees. *Pan. Pacif. Entomol.*, **26**, n° 1, 34-35.
- BONELLI (B.), 1948. — Osservazioni biologiche sull' *Halictus malachurus* K. *Boll. Ist. ent. univ. Bologna*, **17**, 22-42. — 1954. Osservazioni biologiche sull' *Halictus*

- minutus* Sch. Boll. Soc. entomol. ital., **84**, n^{os} 1-2, 18-21. — 1954. Osservazioni biologiche sull' *Halictus leucozonius* Sch. Boll. Soc. entomol. ital., **84**, n^{os} 5-6, 72-78.
- BOTT (R.), 1937. — Der Nestbau der Furchenbiene (*Halictus malachurus*). Natur u. Volk, Frankfurt a. M., **67**, 73-83.
- BREHM (A. E.), 1882. — *Merveilles de la nature. Les Insectes*, p. 603.
- BRESLAU (E.), 1906. — Der Samenblasengang der Bienenkönigin. Zool. Anz., **29**, 299-323.
- BRIAN (M. V.), 1957. — Caste determination in social insects. Annu. Rev. Entomol. U. S. A., **2**, 107-120.
- BRULLÉ (A.), 1832. — Expédition scientifique de la Morée. Zool., II, p. 351.
- BUTTEL-REEPEN (H. VON), 1903. — Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates, sowie Mitteilungen zur Biologie der solitären und sozialen Apiden. Biol. Zbl., **33**, 4-31 et 89-108. — 1903. Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, sowie Beiträge zur Lebensgeschichte der solitären und sozialen Bienen. Leipzig, p. 28. — 1915. *Leben und Wesen der Bienen*. Braunschweig. — 1917. Über die jungfräuliche Zeugung (Parthenogenesis) bei einsam lebenden Bienen und die Staatenbildung. Bienenwirtsch. Zbl.
- CAULLERY (M.), 1942. — *Biologie des Abeilles*. Presses Universitaires de France, Paris, 54-58.
- CHAUVIN (R.), 1952. — L'effet de groupe. Coll. int. C.N.R.S., Paris (1950), **34**, 81-88. — 1952. Déterminisme du polymorphisme social chez les Abeilles. Coll. int. C.N.R.S., Paris (1950), **34**, 117-122.
- COLEMAN (E.), 1932. — Pollinisation of *Diuris pedunculata* by *Halictus languinosus*. Br. Vict. Nat., Melbourne, **49**, 179-186.
- CRÈVECEUR (A.) et WALSCHÉ (J. DE), 1929. — Description de trois Hyménoptères gynandromorphes ou monstrueux (*Halictus calceatus*). Bull. Ann. Soc. ent. Belg., Brussels, **69**, 37-39.
- DEEGENER (P.), 1918. — *Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreich*. Leipzig.
- DELEURANCE (E. P.), 1948. — Sur le cycle biologique de *Polistes*. C. R. Acad. Sciences, **226**, 601-603. — 1948. Sur le déterminisme de l'apparition des ouvrières et des fondatrices-filles chez *Polistes*. C. R. Acad. Sciences, **229**, 303-304. — 1949. Phénomène social chez *Osmia emarginata* Lep. Bull. Soc. ent. Fr., **54**, 9-10. — 1952. Le polymorphisme social et son déterminisme chez les Guêpes. Coll. int. C.N.R.S., Paris (1950), **34**, 141-155.
- FABRE (J.-H.), 1879-1880. — Étude sur les mœurs et la parthénogénèse des Halictes. Ann. Sc. nat. Zool. (6), **9**, 27 p. — 1903. *Souvenirs Entomologiques*. Paris, 8^e série, 106-165.
- FABRICIUS (J. C.), 1804. — Description du mâle de *Hyleus quadricinctus*. Syst. Piez., n^o 2, 139.
- FAHRINGER (J.), 1910. — Die Nahrungsmittel einiger Hymenopteren und die Erzeugnisse ihrer Lebenstätigkeit. Jahrb. d. k. k. Staatsobergymnasiums, Brück., 3-25. — 1914. Über den Nestbau zweier Bienen. Zeitschr. wiss. Insektenbiol., Berlin, **10**, 16-20.
- FERTON (Ch.), 1890. — L'évolution de l'instinct chez les Hyménoptères. Rev. Scient., **45**, 496. — 1898. Sur les mœurs des *Sphécodes* Latr. et des *Halictus* Latr. Bull. Soc. ent. Fr., **4**, 75. — 1901-1912. Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. Ann. Soc. ent. Fr., **70** à **80**.
- FREE (J. B.), 1955. — The behaviour of egg-laying workers of bumble-bee colonies. Brit. J. anim. Behav., **3**, n^o 4, 147-153.
- FRIESE (H.), 1891. — Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst., **5**, 751-860. — 1893. *Die Bienenfauna von Deutschland und Ungarn*. Berlin, 80 p. — 1916. Die Formen des *Halictus quadricinctus* F. sowie einige neue Halictusarten der paläarktischen Region. Deuts. ent. Zeitschr., Berlin, **24**-34.
- FRISCH (K. VON), 1918. — Beitrag zur Kenntnis sozialer Instinkte bei solitären Bienen. Biol. Zbl., Leipzig, **38**, 183-187. — 1931. *Aus dem Leben der Bienen*. Springer, Berlin und Leipzig.
- GIORDANI SOIKA (A.), 1934. — Études sur les larves des Hyménoptères. Ann. Soc. ent. Fr., **103**, 337-344.
- GRAEFFE (E.), 1901. — Die Apidenfauna der österreichischen Küstenlandes. Vehr. Ges., Wien, 113-135.

- GRASSÉ (P.-P.), 1942. — Les rassemblements de sommeil des Hyménoptères et leur interprétation. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **47**, 142-148. — 1942. L'essaimage des Termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif. *Bull. biol. France-Belg.*, **74**, 1-37. — 1946. La structure des sociétés d'Invertébrés. *Rev. suisse Zool.*, **58**, 432-441. — 1946. Sociétés animales et effet de groupe. *Experientia*, **2**, 77-82. — 1952. Le fait social : ses critères biologiques, ses limites. *Coll. int. C.N.R.S.*, Paris (1950), **34**, 7-18. — 1952. La régulation sociale chez les Isoptères et les Hyménoptères. *Coll. int. C.N.R.S.*, Paris (1950), **34**, 271-292.
- GRASSÉ (P.-P.) et CHAUVIN (R.), 1944. — L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'Insectes. *Rev. scient.*, **82**, 461-464.
- GROZDANIC (S.), 1956. — *Halictus marginatus* Brullé, kao prelazna forma između solitarnih i socijalnih pčela. *Zbornika Matice sprske, serija prirodnih nauka*, **10**.
- HARDOUIN (R.), 1948. — *La vie des Abeilles solitaires*. Gallimard, Paris, 2^e édit.
- HERBST (P.), 1922. — Revision der *Halictus*-Arten von Chile. *Entom. Mitteil.*, Dahlem, **11**, 180-191.
- HOHNDOFF (A.), 1931. — Ein frontaler Zwitter von *Halictus tumulorum*. *Mitt. deuts. ent. Ges.*, Berlin, **2**, 25. — 1932. Bemerkungen zum Artikel des Freiherrn von Tunkl « Über die Nistgemeinschaft von *Halictus marginatus* Brullé und *Andrena albicans* Müller ». *Ent. Z.*, Frankfurt, **46**, 82-84.
- IHERING (R. VON), 1904. — Biologia das abelhas solitarias do Brasil. *Rev. Mus. Paulista*, **6**, 461-481.
- IRELAND (L. M.), 1935. — Morphology of male *Halictidae*. *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, **17**, 95-107.
- JANVIER (H.), 1926. — Recherches biologiques sur les Hyménoptères du Chili. *Ann. Sci. nat. (Zool.)*, Paris (10), **9**, 113-268. — 1929. Le repos nocturne chez quelques Hyménoptères du Chili. *Zool. Anz.*, **82**, 414-421. — 1955. Le nid et la nidification chez quelques Abeilles des Andes tropicales. *Ann. Sci. nat. Zool. biol. anim. Fr.*, **17**, n° 2, 311-349.
- JOHNSON (W. F.), 1920. — *Halictus rubicundus* and *Lycosa picta*. *Irish Natural.*, Dublin, **29**, 89-91.
- KERR (W. E.), 1950. — Genetic determination of castes in the genus *Melipona*. *Genetics*, Menasha, **35**, 143-152.
- KRIECHBAUMER (J.), 1873. — Description du mâle de *Halictus gribodoi*. *Verh. Zool.-bot. Gesellsch.*, Wien, **23**, 62.
- KROMBEIN (K. V.), 1938. — Notes on the biology of *Pseudomethoca frigida*, *Halictus zephyrus*, fighting. *Bull. Brooklyn ent. soc.*, **33**, 14-15.
- KUPETZ (F.), 1931. — Ein zweiter Hochzeitflug. *Bienenzeiter*, **10**, 236.
- LATREILLE (P. A.), 1805. — Description du genre *Halictus*. *Histoire naturelle, Crustacés et Insectes*, **13**, n° 409, 364. — 1809. *Genera Crustaceor et Insector*, **2**, 153 et 4, 387.
- LECLERCK (J.), 1953. — Un cas extraordinaire de gynandromorphisme chez *Halictus sexcinctus*. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, Brussel, **29**, n° 46, 1-4.
- LECOMTE (J.), 1958. — Que savons-nous du comportement des faux bourdons ? *Ann. Abeille, I.N.R.A.*, Paris, **1**, 31-39.
- LEGEWIE (H.), 1922. — Beiträge zur Biologie der Bienengattung *Halictus*. *Mitt. bad. Landesv. Naturk.*, Freiburg i. Br., **1**, 235-237. — 1925. Die Biologie der Furchenbiene *Halictus malachurus* K. *Zs. Morph. Oekol. Tiere*, Berlin, **3**, 619-684.
- LE MASNE (G.), 1952. — Classification et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux réalisés chez les Invertébrés. *Coll. int. C.N.R.S.*, Paris (1950), **34**, 19-71.
- LEPELETIER DE SAINT-FARCEAU (A.), 1841. — *Histoire des Insectes. Hyménoptères*. Paris, **2**.
- LICHTENSTEIN (J.), 1871. — Note sur *Halictus*. *Ann. Soc. ent. Fr.* (5), n° 1, 76-77.
- LINSLEY (E. G.), 1958. — The Ecology of Solitary Bees. *Hilgardia*, **27**, n° 19, 543-600.
- MARCHAL (P.), 1890. — Formation d'une espèce par le parasitisme. Étude sur le *Sphecodes gibbus*. *Rev. Scient.*, **45**, 199. — 1894. Combats entre *Sphecodes subquadratus* et *Halictus malachurus*. *Bull. Soc. ent. Fr.*, séance du 9 mai, 115.
- MEIDELL (O.), 1958. — A terrarium to investigate solitary and parasitic Bees in an artificial climate. *Naturv. rekke*, Bergen, n° 5.
- MELANDER (A. L.) and BRUES (C. T.), 1903. — Guests and parasites of the burrowing bee *Halictus*. *Biol. Bull.*, **5**, 1-27.

- MICHENER (Ch. D.), 1936. — Some bees of the genus *Halictus*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, London (10), **18**, 281-287. — 1944. Comparative external morphology, phylogeny and classification of the Bees. *Bull. Amer. mus. nat. Hist.*, New York, **82**, 151-326. — 1947. Some observations on *Lasioglossum* (*Hemihalictus*) *lustrans*. *J. New York ent. Soc.*, **55**, 49-50. — 1958. The Evolution of social behavior in Bees. *Proc. int. congr. entomol.* (1956), **2**, 441-448.
- MICHENER (Ch. D.), CROSS (E. A.), DALY (H. V.), REITENMEYER (C. W.) and WILLE (A.), 1955. — Additional techniques for studying the behavior of wild bees. *Ins. soc., Fr.*, **2**, n° 3, 237-246.
- MICHENER (Ch. D.) and LANGE (R. B.), 1958. — Observations on the behavior of Brazilian Halictid Bees. I. *Pseudagapostemon*. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **51**, n° 2, 155-164. — 1958. II. *Paroxystoglossa jocasta*. *J. Kansas ent. Soc.*, **31**, n° 2, 129-139. — 1958. III. *Un. Kansas Sc. Bull.*, **39**, n° 11, 473-506. — 1958. V. *Chloralictus*. *Ins. soc.*, **5**, n° 4, 379-408. — 1958. Distinctive type of primitive social behavior among Bees. *Science*, **127**, n° 3305, 1046-1047.
- MICHENER (Ch. D.), LANGE (R. B.), BIGARELLA (J. J.) and SALAMUNI (R.), 1958. — Factors influencing the distribution of Bees' nests in earth banks. *Ecology*, **39**, n° 2, 207-218.
- NACHISHHEIM (H.), 1913. — Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. *Arch. f. Zellf.*, **11**, 169-241.
- NIELSEN (J. C.), 1902. — Biologiske Studier over danske enlige Bier og deres Snyltene. *Vidensk. Medd. fra den naturh. Foren.*, Kopenhagen, 75-106.
- NOIROT (Ch.), 1952. — Le polymorphisme social chez les Termites et son déterminisme. *Coll. int. C.N.R.S.*, Paris (1950), **34**, 103-116. — 1954. Le polymorphisme des Termites supérieurs. *Année Biol.*, **30**, 461-474. — 1955. Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieurs (*Termitidae*). *Ann. Sci. nat., Zool. biol. an.*, **17**, 399-595.
- NOLL (J.), 1931. — Untersuchungen über die Zeugung und Staatenbildung des *Halictus malacharus* Kirby. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, Berlin, **23**, 285-368.
- PAGDEN (H. T.), 1934. — Biological notes on some Malayan Aculeate Hymenoptera. I-III. *J.F.M.S. Mus.*, Kuala Lumpur, **17**, 458-492.
- PAIN (J.), 1956. — Mesures du pouvoir inhibiteur et de l'attractivité de l'ectohormone des reines d'Abeilles. Différences individuelles. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **242**, 1080-1082.
- PEREZ (J.), 1895. — Sur la prétendue parthénogénèse des Halictes. *Actes Soc. Linn. Bord.*, **48**, 145-157.
- PERKINS (R. C. L.), 1919. — Note on a peculiarity in the burrows of *Halictus maculatus* Sm. *Ent. Mo. Mag. London*, **55**, 160. — 1922. Notes on *Halictus tumulorum* L. and *flavipes* F. *Ent. Mo. Mag. London*, **58**, 24-26. — 1922. Three hermaphrodite Bees. *Trans. Ent. Soc. London*, **58**, 17-18. — 1935. A note on some British species of *Halictus*. *Ent. Mo. Mag. London*, **71**, 104-106.
- PICARD (F.), 1933. — *Les phénomènes sociaux chez les animaux*. A. Colin, Paris, 201 p.
- POPOV (V. V.), 1937. — Gynandromorphism and effect of stylopisation in *Halictus eurygnathus* Blüthgen. *Bull. Acad. Sci. U.R.S.S. Ser. Biol.*, Moscow, n° 1, 485-494.
- QUÉNU (C.), 1954. — Étude systématique des Apides du Périgord Noir. Le genre *Halictus*. *Ann. Soc. ent. Fr.*, **123**, 157-163. — 1955. Sur le cycle biologique de *Halictus marginatus* Brullé. *C. R. Acad. Sci.*, **241**, 1512-1514. — 1957. Sur les femelles d'été de *Halictus scabiosae* Rossi. *C. R. Acad. Sci.*, **244**, 1073-1076. — 1957. Sur la fondation du nid chez *Halictus marginatus* Brullé. *C. R. Acad. Sci.*, **244**, 1416-1418. — 1957. Sur quelques traits de la biologie de *Halictus marginatus* Brullé. *C. R. Acad. Sci.*, **244**, 1548-1550. — 1958. Sur la possibilité d'une inhibition des ouvrières par la reine chez *Halictus marginatus* Brullé. *C. R. Acad. Sci.*, **245**, 1102-1104. — 1958. Sur l'existence de castes chez *Halictus marginatus* Brullé. *C. R. Acad. Sci.*, **246**, 1294-1296.
- RABAUD (E.), 1927. — Les rassemblements de mâles d'Halictes et le phénomène social chez les Insectes. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **61**, 163-185. — 1929. Phénomène social et sociétés animales. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **63**, 377-388. — 1929. *Phénomène social et sociétés animales*. Alcan, Paris, Bibl. Philo. contemp., 321 p.
- RAU (Ph.), 1943. — Notes on the nesting habits of certain social and solitary Bees of Mexico. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **36**, 641-646.

- RAYMENT (T.), 1927. — The cliff-bees. *Vict. Nat.*, Melbourne, **44**, 101 et 103. — 1931. The furrow-bees and a fly. *Vict. Nat.*, Melbourne, **47**, 184-191. — 1935. *A cluster of bees*. The Endeavour Press, Sydney, 634-707. — 1936. Biology of a new Halictine bee and specific descriptions of its parasites. *Arb. phys. angew. Ent.*, Berlin, **3**, 289-294. — 1937. Biology of a new Halictine bee and specific descriptions of its parasites. *Arb. phys. angew. Ent.*, Berlin-Dahlem, **4**, 30-60. — 1954. Remarkable bees from a rain forest. *Austr. Zool.*, **12**, n° 1, 46-56. — 1955. Dimorphism and parthenogenesis in Halictine Bees. *Austr. Zool.*, Sydney, **12**, 142-153.
- REUTER (O. M.), 1913. — *Lebensgewohnheiten der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte*. Berlin.
- RICHARDS (O. W.), 1953. — *The social Insects*. MacDonald et Co., London, 219 p.
- ROUBAUD (E.), 1952. — La désocialisation chez l'Abeille domestique. *Coll. int. C. N. R. S.*, Paris (1950), **34**, 203-206.
- RÖSCH (G. A.), 1925. — Über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Z. f. vergl. Physiol.*, **2**, 571-631. — 1928. Über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Forsch. und Fortsch.*, **4**, 35-36. — 1930. Über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Z. f. vergl. Physiol.*, **12**, 1-171. — 1931. Neue Beobachtungen und Versuche über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Forsch. und Fortsch.*, **7**, 86-88.
- RUTTNER (Fr.), 1956. — Zur Frage der Spermaübertragung bei der Bienenkönigin. *Ins. soc.*, **3**, n° 2, 351-359.
- SAKAGAMI (H.) et HAYASHIDA (K.), 1958. — Biology of the primitive social bee *Halictus duplex* Dalla Torre. I. Preliminary report on the general life history. *Annot. Zool. Japon.*, **31**, n° 3, 151-156.
- SANDHOUSE (G. A.), 1933. — Notes on some North American species of *Halictus* with the description of an apparently new species. *Proc. ent. Soc.*, Washington, **35**, 78-83.
- SCHIEMANN (P.), 1883. — Über das Herkommen des Futtersaftes und der Speicheldrüsen der Bienen, nebst einen Anhang über das Riechorgan. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **38**, 71-135.
- SCHNEIRLA (T. C.), 1949. — Army ant life and behavior under dry season conditions. 3. The course of reproduction. *Bull. Ann. Mus. Nat. Hist.*, **94**, 7-80.
- SCHOLZ (J. R.), 1912. — Nestbau des *Halictus quadricinctus*. *Jahr. Ver. Insektenk.*, **5**, 18.
- SCHREMMER (F.), 1955. — Beobachtungen über die Nachtruhe bei Hymenopteren, insbesondere die Männchenschlafgesellschaften von *Halictus*. *Oesterr. zool. Z.*, **6**, n° 1-2, 70-89.
- SCHROTTKY (C.), 1922. — Soziale Gewohnheiten bei solitären Insekten. *Zeitschr. wiss. Ins. Biol.*, Berlin, **17**, 49-57.
- SEMICHON (L.), 1906. — Recherches morphologiques et biologiques sur quelques Mellifères solitaires. *Bull. Sci. Fr. Belg.*, Paris, **40**, 281-442. — 1912. Parasitisme provoqué entre deux larves d'*Halictus quadricinctus* Fabr. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 90-92.
- SKAIFE (S. N.), 1953. — Subsocial bees of the genus *Allodape*. *J. entomol. Soc. south Afr.*, **16**, n° 1, 3-16.
- SMITH (J. B.), 1901. — Notes on some digger bees. *J. New York Ent. Soc.*, **9**, 29-40.
- SMITH (Fr.), 1855. — *Catalogue of British Hymenoptera in the collection of the British Museum*. Part I : *Apidae*. London.
- STÖCKHERT (E.), 1923. — Über Entwicklung und Lebensweise des Bienenattung *Halictus* Latr. und ihrer Schmarotzer. Die Biologie der Gattung *Halictus* Latr. *Konowia Vienna*, **2**, 48-64, 145-165, 216-247.
- STÖCKHERT (F. K.), 1954. — Fauna apoideorum Germaniae. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, Munich, **65**, 1-87.
- TABER (St.), 1954. — The frequency of multiple mating of queen honey-bees. *J. econ. Entom.*, **47**, 995-998.
- TORKA (V.), 1913. — Die Bienen der Provinz Posen. Abteilung der deutschen Gesellschaft für Kunst und Wissenschaft in Posen. *Posen Zs. D. Ges. Wiss. natw. Abt.*, **20**, 97-181.
- TUNKL (F. F. VON), 1932. — Über die Nistgemeinschaft von *Halictus marginalis* Brullé und *Andrena albicans* Müller. *Ent. Z.*, **45**, 286 et 287.
- VERHOEFF (C.), 1891. — Biologische Aphorismen über einige Hymenopteren, Dipteren und Coleopteren. *Verh. Ver. Rheinl.*, **48**, 1-80. — 1892. Beiträge zur Biologie der Hymenopteren. *Zool. Jahrb. Abt. f. Syst.*, **6**, 680-754. — 1897. Zur Lebens-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I. — La bourgade.

(Clichés L. PLATEAUX).

- 1, vue d'une portion de bourgade, montrant l'accumulation des nids sur un espace restreint (grossissement 0,5); 2, une cheminée élevée (grossissement 0,9); 3, un *Halictus* s'introduisant dans son nid, prolongé au-dehors par une haute cheminée (grossissement 0,9).

PLANCHE II. — La bourgade (suite).

(1, cliché J. JOLY; 2 et 3, clichés L. PLATEAUX).

- 1, aspect d'un nid de première année, récemment fondé (grandeur naturelle); 2 et 3, cheminées de hauteurs diverses (2, grandeur naturelle; 3, grossissement 1,8).

PLANCHE III. — L'approvisionnement du nid.

(Clichés L. PLATEAUX).

- 1, sortie d'une ouvrière (grossissement 2,5); 2, récolte du pollen (grossissement 4); 3, rentrée au nid de l'ouvrière portant, sur les pattes postérieures, sa charge de pollen (grossissement 2,5).

PLANCHE IV. — Anatomie des adultes.

(1 et 2, clichés J. JOLY; 3, cliché L. PLATEAUX).

- 1, une ouvrière grossie 6 fois; 2, à gauche une reine, à droite une ouvrière, sa fille: remarquer l'absence de polymorphisme morphologique entre ces deux Insectes (grossissement 4); 3, à gauche une reine, à droite un mâle (grossissement 4).

PLANCHE V. — Sortie des mâles.

(Clichés A. STEINER).

- 1, un nid vieux, ouvert à l'automne; l'orifice de sortie des mâles est situé au pied d'un vestige de cheminée; un mâle apparaît à l'entrée du nid (grossissement 1,2); 2, un mâle vient de sortir du nid et projette son ombre sur son support; un autre est à l'entrée du nid (grossissement 3,5).

PLANCHE VI. — Développement du couvain.

(Clichés A. STEINER).

- 1, coupe d'un nid montrant une portion de conduit (à droite, en noir) et l'intérieur, finement verni, de quelques cellules (grossissement 1,9); 2, l'œuf sur le pain d'Abeille (grossissement 5); 3, 4, 5, 6, larves de plus en plus grosses, à mesure que diminue le pain d'Abeille mis à leur disposition (grossissement 6); 7, larve en train de déféquer, avant sa transformation en prénymphe (grossissement 6).

PLANCHE VII. — Développement du couvain (suite).

(Clichés N. BARIAND).

- 1 et 2, prénymphe (grossissement 4,5); 3, 4, 5, nymphes femelles, de plus en plus âgées (même échelle); 6, 7, 8, nymphes mâles, de plus en plus âgées (même échelle).

PLANCHE VIII. — Moulages de nids.

(Clichés N. BARIAND).

- 1, nid de première année, comprenant 3 cellules (grossissement 0,4); 2, à la même échelle, nid comprenant 151 cellules (vraisemblablement de quatrième année).

PLANCHE IX. — Moulage de nids (suite).

(Cliché N. BARIAND).

- Détail du nid à 151 cellules (grossissement 1,1).



1



2



3

Clichés L. Plateaux.

J. BRUNISSEN imp Paris

La bourgade.



1



2

3

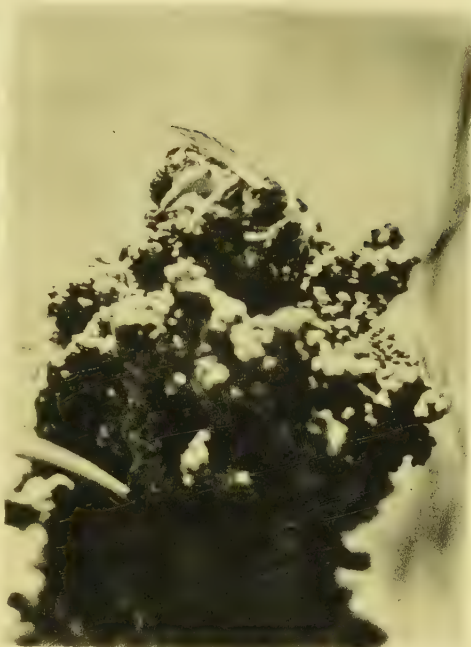


Clichés J. Joly et L. Plateaux.

La bourgade. (suite).



1



3

2





2



3

Anatomie des adultes.



1

Clichés J. Joly et L. Plateaux.



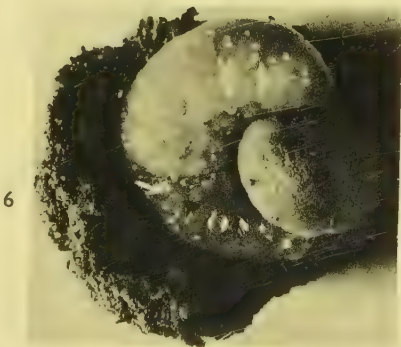
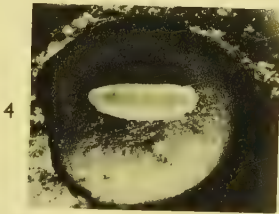
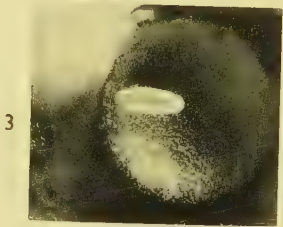
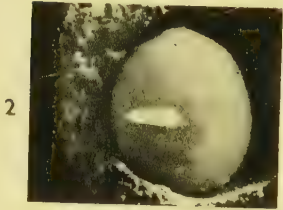
2



1

Sortie des mâles.

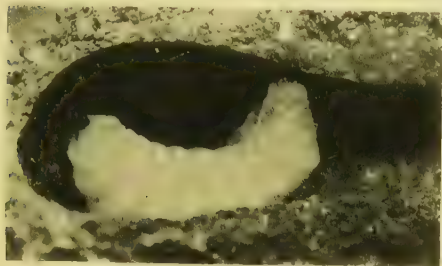
Clichés A. Steiner.



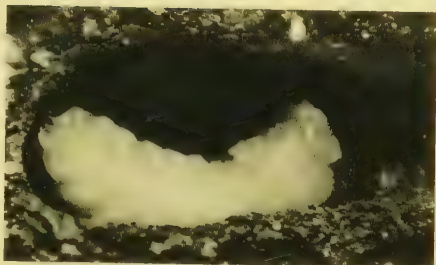
Clichés A. Steiner.

J. BRUNISSEN, imp. Paris

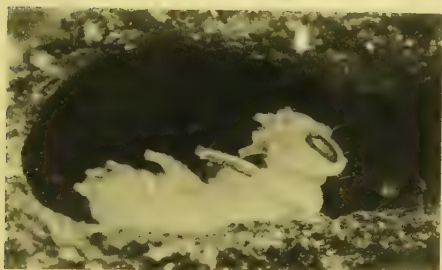
Développement du couvain.



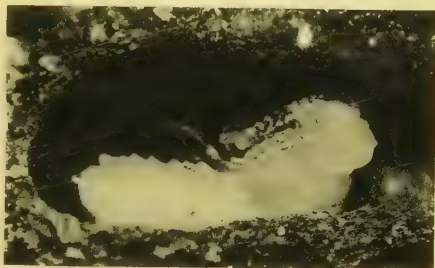
1



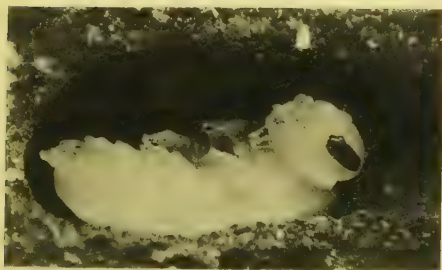
2



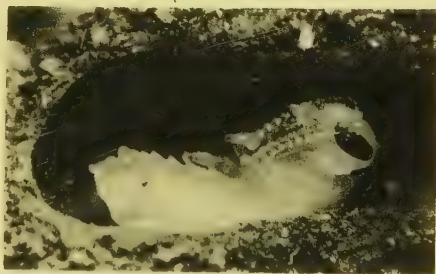
3



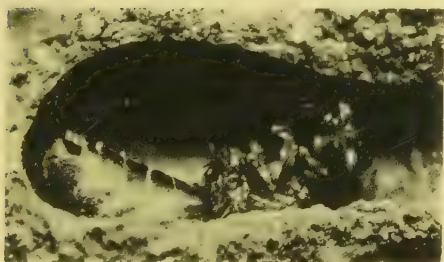
6



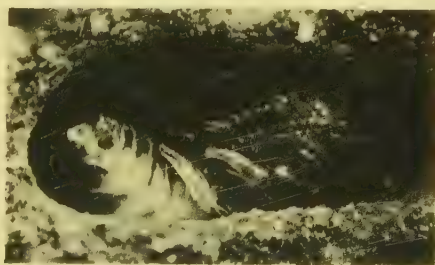
4



7



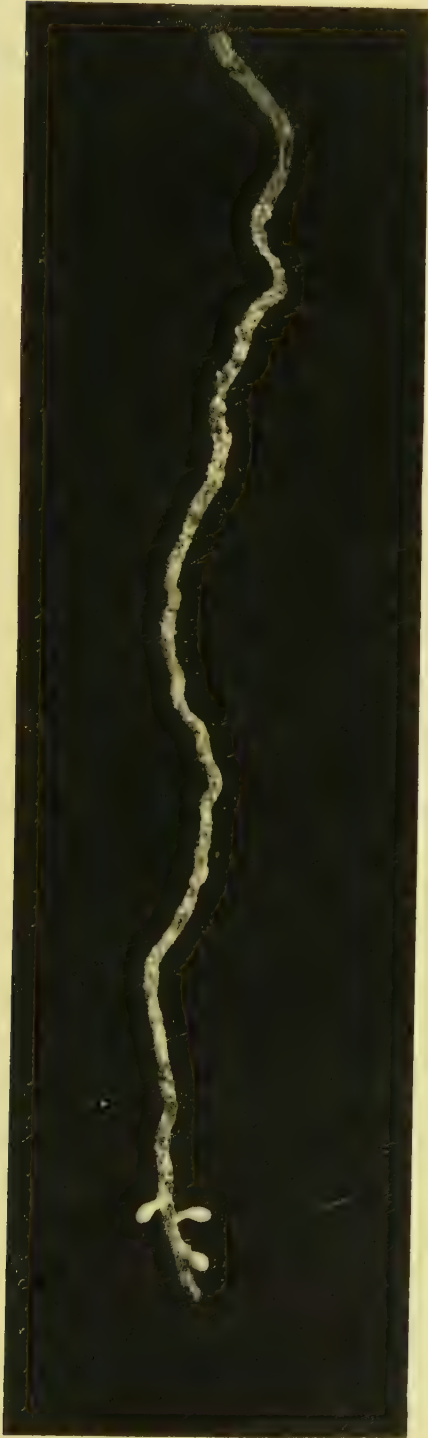
5



8

Clichés N. Bariand.

Développement du couvain (suite).



1



2

Clichés N. Bariand.

Moulages de nids.



Clichés N. Bariand

J. BRUNISSEN, imp. Paris

Moulages de nids (suite).

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Les sexués de remplacement chez les Insectes sociaux.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 29 juin 1959.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. PÉRÈS.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

JEAN SARRAILH.

